Digitized by Google

Prof. Kepner

Digitized by Google

Digitized by Google

Zeitschrift

für

WISSENSCHAFTLICHE ZOOLOGIE

begründet

von

Carl Theodor v. Siebold und **Albert v. Kölliker**

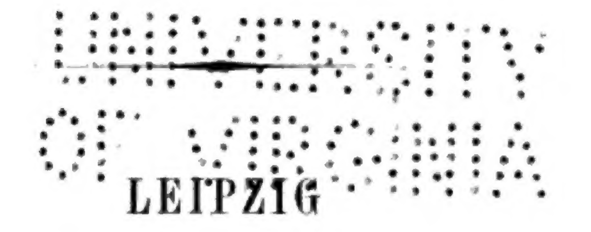
herausgegeben von

Ernst Ehlers

Professor a. d Universität zu Göttingen

Neunzigster Band

Mit 43 Tafeln und 63 Figuren im Text



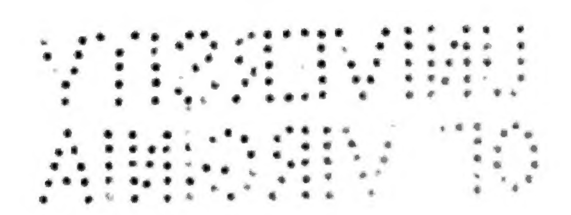
LEIPZIG

Verlag von Wilhelm Engelmann

1908

Digitized by Google

QL
1
.Z3
227819
v.90
1908



Digitized by Google

FESTSCHRIFT

HERRN GEHEIMEN HOFRAT

PROFESSOR Dr. OTTO BÜTSCHLI

ZUR FEIER

SEINES SECHZIGSTEN GEBURTSTAGES

AM 3. MAI 1908

IN HERZLICHER VEREHRUNG

GEWIDMET

VON DANKBAREN SCHÜLERN

Digitized by Google

Inhalt des neunzigsten Bandes.

Seite

August Schuberg, Beiträge zur vergleichenden Anatomie und zur Entwicklungsgeschichte der Lederhaut der Amphibien. (Mit Taf. I.) . . 1

Richard Goldschmidt, Das Nervensystem von Ascaris lumbricoides und megalocephala. Ein Versuch, in den Aufbau eines einfachen Nervensystems einzudringen. I. Teil. (Mit Taf. II—IV u. 22 Fig. im Text.) 73

Wladimir Stantschinsky, Über den Bau der Rückenaugen und die Histologie der Rückenregion der Oncidien. (Mit Taf. V—VII u. 1 Fig. im Text.) 137

Alexander Schepotieff, Die Desmoscoleciden. (Mit Taf. VIII—X.) . . 179

M. Nowikoff, Beobachtungen über die Vermehrung der Knorpelzellen, nebst einigen Bemerkungen über die Struktur der »hyalinen« Knorpelgrundsubstanz. (Mit Taf. XI—XIV u. 5 Fig. im Text.) 205

Eugen Widmann, Über den feineren Bau der Augen einiger Spinnen. (Mit Taf. XV—XVII u. 4 Fig. im Text.) 258

E. Zugmayer, Über Mimikry und verwandte Erscheinungen 313

S. Bogoljubsky, Zur Kenntnis der Dorsalflosse bei »Motella tricirrata«. (Mit Taf. XVIII.) 327

S. Awerinzew, Über ein parasitisches Infusor aus dem Darme von Ophelia limacina (Rathke). (Mit Taf. XIX.) 334

Sergeï Tschachotin, Die Statocyste der Heteropoden. (Mit Taf. XX bis XXIV u. 15 Fig. im Text.) 343

Clara Hamburger, Zur Kenntnis der Conjugation von Stentor coeruleus nebst einigen allgemeinen Bemerkungen über die Conjugation der Infusorien. (Mit Taf. XXV.) 423

Olaw Schröder, Die Sinnesorgane der Skorpionskämme. (Mit Taf. XXVI.) 436

Hugo Merton, Über den Bau und die Fortpflanzung von Pleodorina illinoisensis Kofoid. (Mit Taf. XXVII, XXVIII u. 2 Fig. im Text.) . . . 445

Nicolai Kassianow, Untersuchungen über das Nervensystem der Alcyonaria. (Mit Taf. XXIX—XXXI u. 2 Fig. im Text.) 478

W. Selensky, Untersuchungen über die sogenannten Urnen der Sipunculiden. (Mit Taf. XXXII—XXXV u. 6 Fig. im Text.) 536

F. Blochmann, Zur Systematik und geographischen Verbreitung der Brachiopoden. (Mit Taf. XXXVI—XL u. 6 Fig. im Text.). 596

Robert Lauterborn, Protozoen-Studien. V. Teil. Zur Kenntnis einiger Rhizopoden und Infusorien aus dem Gebiete des Oberrheins. (Mit Taf. XLI—XLIII.) 645

Nicolai, Kassianow, Vergleich des Nervensystems der Octocorallia mit dem der Hexacorallia 670

Digitized by Google

Beiträge zur vergleichenden Anatomie und zur Entwicklungsgeschichte der Lederhaut der Amphibien.

Von

August Schuberg.

Mit Tafel I.

Obwohl die Literatur über die Haut der Amphibien fast unübersehbar genannt werden muß, gibt es keine umfangreichere und eingehendere Darstellung des Baues der Lederhaut, des Coriums. In der Regel wurde es als das Gewebe, welches die Epidermis begrenzt oder in welches die Drüsen, das Pigment und die Nerven eingebettet sind, so nebenbei geschildert und erfuhr nicht selten, noch in neuerer Zeit, die für die Periode der Kernfärbung und des Kanadabalsams übliche Darstellung des Bindegewebes, indem einige Zellkerne und mehr oder weniger verworrene Linien, welche die »Fasern« des Bindegewebes darstellen, als zur histologischen Charakterisierung genügend erachtet wurden. Und doch ist auch das Corium ein Organ des Körpers, oder wenigstens ein wesentlicher Teil eines solchen, des Integuments, und ebenso wie andre einer vergleichend-anatomischen Betrachtung zugänglich. Es war wohl die Erwartung, daß große Erfolge auf diesem Gebiete nicht zu erringen seien, welche von einer solchen zumeist abhielten. Ich selbst muß gestehen, daß auch ich nicht gerade durch die Hoffnung, besondere Lorbeeren zu pflücken, zu einer eingehenderen Beschäftigung mit der Lederhaut der Amphibien veranlaßt wurde; immerhin glaube ich, daß die Beobachtungen, welche ich im Anschluß an meine Untersuchungen über Zellverbindungen ausführte, nicht ganz ohne Interesse sein werden.

Wenig besser als der Bau ist die Entwicklung des Coriums bisher meistens behandelt worden, so zahlreich die einzelnen Angaben sind, die auch hierüber vorliegen. Vielleicht ist hier ebenfalls die Masse der einzelnen gelegentlichen Angaben mit daran schuld gewesen, daß

Digitized by Google

eine eingehendere Darstellung nur in seltenen Fällen unternommen wurde.

Den Mangel zusammenfassender Darstellungen des Baues und der Entwicklung des Coriums habe ich selbst bei meinen Untersuchungen über das Vorkommen von Zellverbindungen in der Haut der Amphibien (03, 07) sehr vermißt. Es war nicht möglich, diese Untersuchungen auszuführen, ohne dem Bau und der Entwicklung des Coriums genauere Aufmerksamkeit zu widmen, und so wurde ich, aus verschiedenen Gründen, nicht nur bald zu einer Ausdehnung meiner Beobachtungen auf mehrere Arten und Gattungen veranlaßt, sondern auch zu einer eingehenden Beschäftigung mit der umfangreichen Literatur gezwungen. Die Ergebnisse dieser Studien, und zwar der praktischen wie der literarischen, zusammenzufassen, ist der Zweck der vorliegenden Arbeit. Sie muß, ihrer Entstehung nach, in mancher Hinsicht Lücken offen lassen, die auszufüllen mir selbst zurzeit leider nicht möglich ist. Es wäre wohl wünschenswert gewesen, die Untersuchung des ausgebildeten Coriums mindestens auf alle einheimischen, vielleicht auch auf noch einige fremde Amphibienarten auszudehnen; auch einzelne Punkte hätten eingehender behandelt werden können — indessen muß ich leider hierauf verzichten, um zunächst die Untersuchungen, durch welche die vorliegenden veranlaßt wurden, weiter führen zu können. Vielleicht gibt die hier folgende Zusammenfassung dessen, was mir aus der Literatur und aus eigner Beobachtung bekannt ist, einmal die Grundlage ab für allseitiger und weiter ausgreifende Studien.

Da ich mich im ersten Teil meiner Untersuchungen über Zellverbindungen (03) mit dem feineren Bau des Coriums des Axolotls und im zweiten (07) mit dem Bau und der Entwicklung des Coriums verschiedener Formen zum Teil sehr eingehend beschäftigt habe, so kann ich in vielen Punkten auf diese früheren Darstellungen verweisen.

I. Die Entwicklung der Kenntnisse vom Bau und von der Entstehungsgeschichte des Coriums.

Bei der recht erheblichen Menge der zum Teil zerstreuten und oft nur gelegentlichen Angaben über Bau und Entwicklung des Coriums der Amphibien schien es mir geboten, einmal eine etwas gründlichere Literaturübersicht zusammenzustellen, um, soweit als möglich, einen Überblick über das Bekannte zu geben und vor allem das, was dauernden Wert beanspruchen darf, herauszuheben. Die bisherige Literatur

Digitized by Google

über die Lederhaut der Amphibien krankt vielfach an dem Übel der Unkenntnis oder Vernachlässigung der vorhergehenden Untersuchungen, was für das Fortschreiten der Forschung stets von Nachteil ist, vor allem aber vielleicht auf einem Gebiet, das ohnehin fast stets als mehr nebensächlich betrachtet zu werden pflegt. Ich hoffe, daß gerade die Übersicht über unser bisheriges Wissen und Nichtwissen zur Vermehrung des Wissens Anregungen geben möchte.

Zweckmäßig erschien es, wie später in der Darstellung meiner eignen Untersuchungen, so auch in der literarischen Übersicht, den Bau und die Entwicklung des Coriums getrennt zu behandeln.

A. Der Bau des ausgebildeten Coriums.

Die erste Beschreibung des Coriums »des Frosches« verdanken wir ASCHERSON (40, S. 18), der es im Jahre 1840 folgendermaßen beschrieb: »Unter den Drüsen fand ich eine 0,004—005″ dicke Schicht einer durchsichtigen Substanz, welche in ziemlich regelmäßigen Zwischenräumen von horizontal liegenden länglichen, den Knorpelkörperchen ähnlichen, doch weniger scharf umschriebenen Körperchen durchsetzt ist. Stellenweise befinden sich senkrecht laufende Faserbündel zwischen der beschriebenen Substanz, die sich nach oben und unten ausbreiten und dadurch große vierseitige Felder mit abgerundeten Ecken bilden, welche man für hohle Räume halten könnte, wenn nicht die Färbung mit Jod das Gegenteil zeigte.«

RATHKE (47, S. 338) wies sodann, nach dieser ersten, noch recht primitiven Beschreibung, nach, daß »in der Lederhaut der Amphibien die Bündel des Bindegewebes so geordnet sind, daß sie je nach der Dicke der Haut verschiedentlich viele und der Epidermis parallele einfache Schichten zusammensetzen, in deren jeder sie in einer und derselben Richtung verlaufen, dagegen sich mit denen der nächstfolgenden Schicht unter ziemlich rechten Winkeln kreuzen. So verlaufen z. B. am Rumpfe die Bündel der äußersten Schicht nach der Länge, die der zweiten nach der Quere, die der dritten wieder nach der Länge desselben, und wenn noch mehrere Schichten vorkommen, auch in diesen, wie dieselben aufeinander folgen, abwechselnd nach ganz entgegengesetzten Richtungen«. »Die Faserbündel einer jeden Schicht haben meistens einen sehr langen und schwach geschlängelten Verlauf, liegen in der Regel nahe beieinander und haben nur eine formlose weichere Substanz als Bindemittel zwischen sich, die durch Essigsäure aufgelöst wird, indes die Bündel selbst durch diese Säure nicht aufgelöst, sondern von ihr nur aufgeschwellt und in eine fast gallertartige Masse

Digitized by Google

umgewandelt werden.« Bei *Gadus lota* (*Lota vulgaris*) fand RATHKE außerdem noch andre Faserbündel. »Viele Bündel nämlich gingen von dem Unterhautbindegewebe ziemlich gerade zu der Epidermis hin, standen säulenartig in mäßig großen Entfernungen voneinander, durchsetzten die beschriebenen Schichten, indem sie zwischen den Faserbündeln derselben hindurch drangen, und ließen ihre Fasern dicht unter der Epidermis und den Schuppen pinselartig auseinander fahren« (l. c. S. 340). Bei andern Fischen und bei Amphibien erinnerte er sich nicht, »dergleichen durchsetzende Bündel« gesehen zu haben.

CZERMAK (49, S. 252), welcher RATHKEs Angaben nicht anführt, bleibt zum Teil wieder etwas hinter diesen zurück; er betrachtet als »Grundgewebe« der Froschhaut das »Derma oder Corium«, eine ziemlich mächtige Lage von Bindegewebsfasern, welche nach Behandlung mit Essigsäure völlig durchsichtig erscheinen und die bekannten Kernbildungen zeigen. »Die Fasern liegen, ohne sich zu verfilzen, in regelmäßigen horizontalen Schichten beisammen, treten jedoch an bestimmten Punkten auseinander und bedingen so die Entstehung einer großen Anzahl von Kanälchen, welche das Derma senkrecht von innen nach außen durchbohren.« Diese »Kanälchen« sind natürlich in Wirklichkeit nichts andres, als die beim Frosch schon von ASCHERSON gesehenen, von RATHKE bei *Gadus lota* beobachteten, bei den Amphibien aber übersehenen »durchsetzenden Bündel«. »Die nächste Schicht nach außen [von dem Derma] bildet ein Gewebe mannigfach verfilzter Fasern, welche einerseits in das Derma und dessen Kanälchen eindringen, anderseits aber an die Epidermis grenzen«, in dieser Schicht finden sich die »flaschenförmigen Hautdrüsen«. »Dort, wo sich die Epidermis scharf gegen die verfilzten Fasern absetzt, sind jene Pigmentzellen, von denen die Färbung der Haut abhängt, in großer Menge abgelagert.«

LEYDIG (51, S. 4) bestätigte zunächst die Angaben RATHKEs für die Fischhaut und fügte hinzu, »daß die Bindegewebsbündel sämtlich von spiralig verlaufenden Kernfasern in sehr engen Touren umsponnen werden«, und daß die »gerade aufsteigenden und nicht minder von Spiralfasern umsponnenen Bündel« beim Aal und bei *Cottus gobio* »nicht pinselartig auseinander fahren, wie es RATHKE bei *Gadus lota* schien«, sondern daß »sie unter der Epidermis ineinander übergehende Bogen darstellen«.

In seinen »Anatomisch-histologischen Untersuchungen über Fische und Reptilien« machte LEYDIG nur wenige Angaben (53, S. 108): »Die Cutis besteht aus Bindegewebe, das nach der freien Fläche zu mehr

Digitized by Google

kompakt und homogen ist, nach unten hin aber mehr in Strängen auseinander geht (*Proteus*); mit Alkalien behandelt, zeigt die Bindesubstanz sehr regelmäßig gestellte Lücken mit Ausläufern, von denen sie durchsetzt wird, und welche machen, daß die Haut aus ordentlich aneinander gereihten, nicht durcheinander gefilzten Bündeln zu bestehen scheint.«

Auch in seinem klassischen »Lehrbuch der Histologie« (57) und in seinem späteren Werke »Vom Bau des tierischen Körpers« (64) hat Leydig nicht sehr viel Neues verzeichnet. In ersterem Werke erwähnt er die wagerechten und senkrechten Bündel des Coriums der »Reptilien« (57, S. 79) und bildet sie vom Frosch ab (Fig. 45); er gibt ferner an, daß in der Haut des Frosches sich die elastischen Fasern in den »unteren Lagen« des Coriums zu kontinuierlichen Netzen vereinigen und bestreitet das Vorkommen von glatten Muskeln im Corium der Amphibien (S. 82), was Hensche (56, S. 281) kurz vorher behauptet hatte.

Dieser Autor glaubte nämlich nachweisen zu können, daß »in der Schichtung der Cutis, wo Drüsen und Pigmente sich berühren, zahllose Bündel von glatten Muskeln transversal in den verschiedensten Richtungen sich kreuzen«. Die Muskeln sah Hensche, ebenso wie auch Bindegewebsfasern »von außen in schräger Richtung sich in die Kanäle hineinsenken«, welche die horizontalen Faserzüge durchsetzen.

Eine ausführliche Darstellung der Haut des Frosches gab jedoch dann L. Stieda (65). Er schildert zunächst den Aufbau des Coriums im wesentlichen wie Rathke und beschreibt auch die »aufsteigenden Faserzüge«, die Rathke noch vermißt hatte; weiter gibt er aber noch folgendes an: »Ein großer Teil der senkrechten Züge hängt in der Weise mit den Fasern der wagerechten Schicht zusammen, daß oben die bisher wagerecht laufenden Fasern unter rechtem Winkel umbiegend direkt nach oben verlaufen, während sich die Gefäße und Nerven ihnen anschließen. Der unterste Rand der wagerechten Schicht zeigt dementsprechend an senkrechten Durchschnitten in gewissen Entfernungen Einziehungen, in welche von unten her die Gefäße und Nerven eintreten. Zur Körperoberfläche hin wird dann die Cutis mit den hier befindlichen Blutgefäßen und Nerven von einem sehr lockeren und feinfaserigen Bindegewebe, dem viel elastisches Gewebe und meist auch ramifizierte Pigmentzellen beigemengt sind, abgeschlossen« (65, S. 57). Die elastischen Fasern seien namentlich in den senkrecht aufsteigenden Bündeln vorhanden. »Die alleroberste Lage der Cutis, welche an die Epidermis stößt, ist zu einer homogenen, festen, das Licht stark

Digitized by Google

brechenden, gegen Alkalien sehr resistenten Membran geworden[1]. An dem der Epidermis zugekehrten Rande erscheint diese Membran auf senkrechten Durchschnitten sehr fein gezähnt, so daß die feinen Zähne der Cutis und die entsprechenden Zacken der untersten Epidermisschicht ineinander greifen. Die Bindegewebsstränge, welche von unten her zur Oberfläche der Cutis ziehen, verschmelzen zum großen Teil mit dieser Membran« (l. c. S. 59). STIEDA beschreibt ferner kleine kegelförmige Erhebungen (Papillen) des Coriums an dessen der Epidermis zugekehrten Fläche, welche durch die senkrecht aufsteigenden Bindegewebsbündel gebildet werden. In diesen Papillen sollen die Nerven mit einer leichten Anschwellung enden[2]. Die Angaben von HENSCHE über das Vorkommen von glatten Muskeln in der Haut des Frosches stellte STIEDA, wie vor ihm schon LEYDIG, in Abrede.

Wenig Neues gab die Arbeit von BOLAU (66), welcher die von LEYDIG bei Fischen gemachten Beobachtungen auch für *Salamandra maculosa*, *Triton cristatus*, *Bufo cinereus*, *B. variabilis* und *Cryptobranchus japonicus* bestätigte. Bei letzterer Form gehen jedoch nach BOLAU die »senkrechten Fasern« nicht bogenförmig ineinander über, sondern verlaufen nach oben in die Drüsenschicht, nach unten in das »Unterhautbindegewebe« (S. 11); auch über die horizontalen Fasern, die in »Haupt- und Zwischenfasern« unterschieden werden, wird einiges berichtet, namentlich, daß sie sich in Fibrillen auflösen ließen.

Auch SZCZESNYS Dissertation über die Froschhaut (67) brachte im wesentlichen nur Wiederholungen der schon bekannten Verhältnisse; nur hinsichtlich der horizontalen Coriumlagen widersprach er RATHKE insofern, als man nicht immer je zwei aufeinander folgende Schichten zugleich berücksichtigen muß, um die eigentümliche gekreuzte Richtung der Elemente zur Anschauung zu bringen. Nicht einfach nebeneinander liegende Bänder bilden die aufeinander folgenden Schichten, sondern jede dieser Schichten besteht für sich aus einem Flechtwerk kreuzweis durcheinander gelegter und in entgegengesetzter Richtung verlaufender Bündel (l. c. S. 33).

Das Wesentliche der bisherigen fremden und eignen Beobachtungen wurde sodann von LEYDIG kurz zusammengefaßt (68, S. 29): »Was sich mir aber bei fortgesetztem Studium immer wieder in gleicher Weise dargestellt hat, ist eben das Ergebnis, daß die Lederhaut in drei

[1] LEYDIG hatte schon 1857 ganz allgemein angeführt: »Die Bindesubstanz der Lederhaut geht bei allen Tieren, wo darauf geachtet wurde, in eine homogene Grenzschicht, einen hellen Saum vorstellend, aus« (57, S. 79); vgl. unten S. 7.

[2] Hierbei handelt es sich um eine unrichtige Deutung glatter Muskeln.

Digitized by Google

Hauptschichten zerfalle: in die eigentliche Grundmasse der derben wagerechten Lagen und in zwei Grenzschichten. Die beiden letzteren, also diejenige, welche zunächst unter der Epidermis folgt, und jene, welche die Haut nach innen begrenzt, setzen sich, mitten durch die wagerechten Lagen, in Verbindung und auch die Enden der Querlagen biegen in sie auf. Blutgefäße und Nerven nehmen darin ihren Weg von unten nach oben.« Besonders bemerkt wird noch, »daß der oberste Saum der Lederhaut als ein heller, pigmentfreier Streifen, sich von der farbigen Zone sehr allgemein abhebt« (l. c. S. 30), ein Verhalten, das LEYDIG auch schon früher (67, Taf. VI, Fig. 26) in einem Schnitte durch die Haut von *Salamandra maculosa* abgebildet hatte und was in Übereinstimmung steht mit einer älteren, allgemein gehaltenen Äußerung von ihm, wonach »die Bindesubstanz der Lederhaut bei allen Tieren, wo darauf geachtet wurde, in eine homogene Grenzschicht, einen hellen Saum vorstellend, ausgehe« (57, S. 79).

Einen sehr wichtigen Beitrag zur Histologie der Haut von *Rana temporaria* und *R. esculenta* lieferte EBERTH (69), der vor allem den zelligen Elementen des Coriums besondere Aufmerksamkeit widmete. An dem »sogenannten homogenen Grenzsaum« des Coriums, welcher dieses gegen die Epidermis begrenzt, und durch den »zahlreiche, sehr feine Ausläufer der tiefer gelegenen Bindegewebs- und Pigmentzellen senkrecht in die Höhe treten« (69, S. 11), beobachtete auch EBERTH am ganzen Körper »nahezu gleichgroße, spitze und leicht abgestumpfte Zähnchen«. Wie oben erwähnt, hatte diese Verhältnisse an der Grenzfläche von Epidermis und Cutis auch schon STIEDA für die Froschhaut angegeben, und ebenso hatte F. E. SCHULZE den gleichen Befund für *Triton taeniatus*, *Triton niger* und *Rana esculenta* (67, S. 166), sowie mehrere Fische (l. c. S. 141) angezeigt. In der die Hautdrüsen umhüllenden Schicht der Cutis, welche »aus einem lockeren, areolären, von weiten Lymphspalten durchbrochenen Bindegewebe besteht«, beschreibt EBERTH zum ersten Male »sehr zahlreiche, stern- und spindelförmige unbewegliche und viele amöboide Zellen«. Die Grenze zwischen der äußeren und mittleren Schicht des Coriums (d. h. der aus horizontalen Fasern bestehenden Lage) »wird von einer feinkörnigen Masse gebildet, die sich bei *Rana temporaria* an dünneren Schichten in sehr zarte, viele feine Ausläufer tragende und miteinander anastomosierende, graugelbe, kernhaltige Zellen auflöst, die schwache Interferenzerscheinungen zeigen«; bei *Rana esculenta* sollen sich hier statt der Zellen »interferierende feine Bindegewebsfäserchen« vorfinden. Die durch die horizontalen Lagen senkrecht aufsteigenden Bündel von Bindegewebsfasern

Digitized by Google

könnten »bei *Rana esculenta* wenigstens als Einstülpungen der äußeren Cutisschicht betrachtet werden«. In der untersten Lage des Coriums schließlich, dem »eigentlichen Unterhautzellgewebe«, beschreibt EBERTH »zahlreiche elastische Fasern, die der eigentlichen Cutis mangeln« (gegen STIEDA und SZCZESNY). Vor allem aber wies er zum ersten Male in einwandfreier Weise das Vorkommen glatter Muskeln in der Froschhaut nach, was zwar schon HENSCHE behauptet, aber nicht mit genügender Sicherheit festgestellt hatte. Er zeigte, daß viele der die Cutis senkrecht durchsetzenden Bindegewebszüge einzelne oder zu Bündeln vereinigte glatte Muskelfasern enthalten, welche von STIEDA und CIACCIO (67)[1] unrichtigerweise für Nerven gehalten worden waren.

Die Haut von *Proteus*, welche bis dahin nur einmal von LEYDIG flüchtig erwähnt worden war (53, S. 108, s. oben S. 5), erfuhr, zusammen mit der des Axolotls, ihre erste gute und ausführliche Bearbeitung durch BUGNION (73, S. 307). Er beschreibt das Corium von *Proteus* folgendermaßen: »Le derme se compose de trois couches; 1° une couche compacte supérieure qui limite à l'épiderme et qui est presque entièrement formée de fibres horizontales; 2° une couche lâche intermédiaire et 3° une couche compacte inférieure. La couche compacte supérieure est interrompue à intervalles assez réguliers par les faisceaux verticaux qui montent des régions profondes; c'est au-dessous d'elle que se dépose le pigment noir chez les individus gardés en captivité et mal protégés de l'action de la lumière. La couche lâche a une trame de fibres verticales et obliques qui relient l'une à l'autre les deux zônes compactes et qui laissent entre elles de grandes lacunes occupées par un tissu gélatineux. Ces lacunes renferment souvent une agglomération considérable de corpuscules du tissu conjonctif; sur les coupes fraîches, on y découvre une quantité de fibrilles ondulées et de cellules pâles qui s'unissent les unes aux autres par des filaments très délicats, en formant un réseau d'une élégance ravissante. C'est dans la couche lâche que sont logées les glandes cutanées et que cheminent la plupart des vaisseaux et des nerfs de la peau. Son épaisseur varie beaucoup; dans certaines régions du corps elle disparaît presque entièrement, les deux couches compactes s'appliquent presque l'une sur l'autre et ne s'écartent plus que pour laisser un étroit espace aux glandes cutanées.

La couche compacte inférieure est formée en majeure partie de fibres horizontales, mais elles ont une disposition moins régulière.

[1] Die Arbeit von CIACCIO ist mir leider nicht zugänglich.

Digitized by Google

En dessous vient le tissu adipeux souvent plus épais que le derme et l'épiderme à la fois.«

»La peau du protée et de l'axolotl paraît participer à cet état muqueux qui est la condition normale de celle du têtard«.

Der Abschnitt, in welchem sich bei BUGNION die vorstehende Beschreibung befindet, handelt der Überschrift nach (S. 302) nur von *Proteus;* dem letztzitierten Absatz nach scheint es aber, als ob er auch auf den Axolotl zu beziehen sei.

Die umfänglichsten und eingehendsten Untersuchungen über die Haut, und speziell das Corium der Amphibien verdanken wir F. LEYDIG, dessen Name schon oben mehrfach genannt wurde und der vor allem in den Jahren 1876—79 nicht nur eine Anzahl wichtiger Einzelarbeiten, sondern vor allem auch eine eingehende Gesamtdarstellung der »allgemeinen Bedeckungen der Amphibien« (76a) veröffentlicht hat. LEYDIG hat zum ersten Male seine Untersuchungen über eine größere Anzahl von Arten ausgedehnt; und zwar untersuchte er von Salamandrinen: *Salamandra maculosa* und *atra, Triton cristatus, alpestris, taeniatus* und *helveticus* (76d), von Anuren: *Bufo cinereus, variabilis, calamita, Bombinator igneus, Alytes obstetricans, Pelobates fuscus, Hyla arborea, Rana esculenta, fusca, arvalis* und *agilis* (77), also sämtliche in Deutschland einheimischen Arten. Von wichtigeren neuen Resultaten dieser fortgesetzten Untersuchungen ist zunächst die allgemeinere Bestätigung des zackigen Ineinandergreifens von Epidermis und Cutis hervorzuheben (76a, S. 148), das insbesondere bei *Salamandra maculosa* derart entwickelt gefunden wird, daß die Fortsätze der untersten Epidermiszellen »sich wie lange Fransen ausnehmen« (76d, S. 294). Ferner wurde bei *Triton helveticus* und *taeniatus* festgestellt, daß am Flossensaume des Schwanzes, »dessen Haut dieselbe Zusammensetzung, wie am übrigen Körper beibehält«, zunächst unter dem Epithel »ein heller homogener Grenzsaum« sich befindet, worauf »das weiche Gewebe, welches die Pigmente und Gefäße birgt«, folgt. »Bei Betrachtung dieser bindegewebigen Lage von der Fläche sieht man beinahe mit größerer Deutlichkeit als sonst, vielleicht weil die Schicht hier so auffallend dünn ist, daß sie eine fast zellige Natur an sich hat und flüchtig betrachtet für ein Epithel genommen werden könnte. Ovale große Kerne liegen nämlich so dicht und regelmäßig beisammen, daß nur eine geringe Zwischensubstanz als Bezirk (Protoplasma) zu je einem Kern gehört« (76a, S. 222 und 229; 76b, S. 515; Taf. XXI, Fig. 3; 76d, S. 304). Noch nicht ganz richtig beurteilt werden die Zellen des Bindegewebes (76a, S. 224; 76d, S. 311).

Für *Proteus* erwähnt LEYDIG, daß »die Zeichnung des Hautschnittes, welche BUGNION veröffentlicht hat, gut mit seinen Angaben übereinstimme« (76d, S. 289), und für *Menopoma*, daß die relativ ansehnliche Dicke der Lederhaut anscheinend nicht durch den »Grundstock«, sondern durch die »obere, lockere, gefäßtragende Grenzlage« bedingt werde (76d, S. 290). An andrer Stelle bemerkt er noch, daß die Lederhaut »zu innerst durch eine feste Schicht von weißlicher Farbe begrenzt« wird (76b, S. 518). Eingehender beschreibt er die hier an der Oberfläche des Coriums verlaufenden Blutcapillaren.

Besonders betont wird, daß die senkrecht aufsteigenden Züge aus lockerem Bindegewebe bestehen (76a, S. 222 und 76d, S. 228). Schließlich ist zu erwähnen, daß LEYDIG nunmehr bei *Bufo vulgaris* die schon von EBERTH beschriebenen glatten Muskeln ebenfalls auffand (76a, S. 207).

Im wesentlichen Bestätigungen des bisher Bekannten, zum Teil auch für einige noch nicht untersuchte Arten, brachten die Schriften von HOFFMANN (78, S. 353), LEYDIG (79b, *Pleurodeles waltlii*), FRAISSE (80, ebenfalls *Pleurodeles waltlii*), EHRMANN (85, 92, 96), SCHULTZ (89), FISCHER (91, *Geotriton fuscus*), SEECK (91), LEYDIG (92b), KOHL (95, *Proteus*), KLINCKOWSTRÖM (95, *Pipa americana*), FICALBI (96), WEISS (99).

Nur einzelne Angaben sind aus diesen Arbeiten hervorzuheben:

So zeichnet EHRMANN einen horizontalen Schnitt durch die geschichteten Coriumlagen der Froschhaut, in welchem die Anordnung der Zellen deutlich wiedergegeben wird, und weist, wie übrigens vor ihm auch schon andre Forscher, auf die völlige Übereinstimmung des Baues der horizontalen Coriumlagen mit der Cornea hin (85, S. 509; 92, S. 214): Beim »Salamander« und »Frosch« will EHRMANN beobachtet haben, daß die Pigmentzellen der Cutis mit den Fortsätzen der Epidermiszellen, welche »in die zellenfreie Zone des Chorions«, »in die sogenannte Basementmembran eingepflanzt« sind, »kontinuierlich durch Protoplasma zusammenhängen« (85, S. 529; 92, S. 211; 96, S. 33), eine Angabe, welche indessen sehr bald Widerspruch fand, namentlich von JARISCH (91, S. 566) u. a.

Aus FISCHERS kurzer Beschreibung des Coriums von *Geotriton fuscus* ist nur die Erwähnung von »zahlreichen lymphoiden Zellen« bemerkenswert (91, S. 5), und aus LEYDIGS neuerer Darstellung (92b, S. 450) die Angabe, »daß in fertigem Zustande die Züge des Grundstockes der Lederhaut hauptsächlich aus homogenen Platten bestehen«. An gleicher Stelle wird von LEYDIG auch der Irrtum richtig gestellt,

welchen B. HALLER (85) und HOWES (85) begingen, indem sie die horizontalen Bindegewebslagen des Froschcoriums für eine »Muskelschicht« hielten.

Eine ziemlich eingehende Darstellung widmete PAULICKI (85) dem Corium des erwachsenen (etwa einjährigen) Axolotls[1]. »Die Grundlage der Cutis bildet Bindegewebe, welches in zwei verschiedenen Modifikationen, einer festeren, dichteren und einer weicheren, lockeren vorkommt. Die erstere bildet wagerechte, der Körperoberfläche folgende Lagen, welche die Cutis nach außen und innen abgrenzt« (»äußere und innere Cutislamelle«). »Das weiche, lockere Bindegewebe füllt den Raum zwischen beiden Cutislamellen aus«. »Es bildet Züge, die in senkrechter Richtung sich von einer Lamelle zur andern erstrecken«. Die obere Cutislamelle, welche meist nur als ein dünner Saum erscheint, hat »an mehreren Stellen ein homogenes Aussehen, an andern Stellen erscheint sie aus einigen Fibrillen zusammengesetzt«. »Die untere Cutislamelle ist durchschnittlich viel stärker entwickelt als die obere. Auf eine mehr homogene untere Schicht folgen blattartig aufeinander gelegte horizontale Schichten, die von Strecke zu Strecke aneinander angeheftet sind, während sich die dazwischen gelegenen Partien bogenförmig nach außen erheben. An manchen Körperstellen nähern sich die äußeren und inneren Cutislamellen und fließen schließlich zu einer einzigen Lamelle zusammen, die sehr dünn werden kann« (85, S. 144). Das subcutane Gewebe wird durch ein lockeres Bindegewebe gebildet und schließt »Lymphräume« ein. Am Schlusse seiner Arbeit gibt PAULICKI eine genaue Beschreibung der Haut von einzelnen Körperstellen, in welcher sich noch einzelne bemerkenswerte Angaben finden, die einige im Texte der Arbeit angeführte Punkte ergänzen. So erwähnt er hier, daß an der Dorsalseite des Vorderarmes das Corium aus »einer stärkeren unteren und einer schwächeren oberen Lamelle« bestehe, welche sich an den Seitenrändern wieder nähern und in eine einzige Lamelle zusammenfließen. An der Stelle, wo die beiden Coriumlamellen auseinander gewichen sind,

[1] Es bedarf wohl einiger Erläuterung, warum das Corium des Axolotls schon hier, und nicht ausschließlich in dem Abschnitt über die Larven und die Entwicklung des Coriums behandelt wird, obwohl, wie auch später ersichtlich sein wird, sein Corium durchaus den larvalen Charakter bewahrt. Ich glaube, daß dies dadurch gerechtfertigt ist, daß der Axolotl auf diesem Stadium doch zumeist lange Zeit, in der Regel zeitlebens, verharrt und daß dies somit doch einen dauernden Zustand darstellt, der nur ausnahmsweise sich weiter entwickelt. Selbstverständlich handelt es sich hier nur um »erwachsene«, d. h. geschlechtsreife Axolotl.

Digitized by Google

bildet die Epidermis beutelförmige Einstülpungen (l. c., S. 157). Ähnliche Verhältnisse werden von der äußeren Fläche des Kiemendeckels und von Längsschnitten durch die Kiemenstämme angegeben (l. c. S. 161 ff.).

Das Corium von *Ichthyophis glutinosus* wurde zum ersten Male von P. u. F. Sarasin (87) geschildert. Sowohl bei Larven wie beim ausgebildeten Tier sind hier eine obere und eine untere, aus horizontal verlaufenden Bindegewebsfasern bestehende und durch eine mittlere Schicht getrennte Lamellen vorhanden, welche durch ringförmig den Körper umziehende, senkrecht aufsteigende Lamellen miteinander verbunden werden. In der ihrer Grundmasse nach aus lockerem Bindegewebe bestehenden mittleren Schicht sind die Hautdrüsen und, beim ausgebildeten Tiere, auch die Schuppen enthalten (l. c. S. 79).

Für die horizontal geschichteten Lagen des Coriums der Amphibien vertrat Rabl (89, S. 52) die Auffassung, daß sie »nicht etwa aus Bündeln« bestehen, sondern »aus Lamellen, die selbst wieder aus, unter ungefähr rechten Winkeln sich durchkreuzenden feinsten Fibrillen zusammengesetzt« seien; die Schichten seien ferner »durch feine Spalträume voneinander getrennt«, in welchen, »den Schichten dicht angeschlossen« die »Bindegewebskörperchen liegen«.

In ähnlicher Weise schreibt Maurer (95, S. 129): »Die Lamellen sind aus feinen Faserbündeln von Bindegewebsfibrillen zusammengesetzt und die Bündel in jeder Lamelle sind untereinander parallel, in benachbarten Lamellen aber immer rechtwinkelig gekreuzt verlaufend«. Maurer schildert ferner das Verhalten der glatten Muskeln im Corium des Frosches und deren direkte Verbindung mit der Epidermis (94, S. 152; 95, S. 129), was Ficalbi (96) bestätigt. Eine Verbindung von glatten Muskeln einerseits mit den Epithelzellen der Epidermis, anderseits mit den Bindegewebszellen des subcutanen Bindegewebes hatte ich selbst schon vor Maurer und Ficalbi (welche beide, ebenso wie auch neuerdings wieder Gaupp [04], meine Angaben unerwähnt lassen) für die Haut des Laubfrosches beschrieben (93, S. 3), nachdem ich schon vorher beim gleichen Tiere einen Zusammenhang der zelligen Elemente des Coriums mit denen der Epidermis angegeben hatte (91a, S. 14; 91b, 91c). Herrick und Coghill (98, 99) haben trotz aller dieser Angaben die senkrecht aufsteigenden Muskelfasern wiederum als Nerven beschrieben, ein Irrtum, der, wie oben erwähnt, schon von Stieda (65), Ciaccio (67) und Ditlevsen (76) begangen worden war.

Die elastischen Fasern in der Haut des Frosches wurden zum

Digitized by Google

ersten Male mit den Methoden der modernen Technik von TONKOFF (80) untersucht und abgebildet.

Ich selbst veröffentlichte 1902 einen vorläufigen Bericht und 1903 eine ausführliche Arbeit über Zellverbindungen in der Haut von Amphibien, deren Fortsetzungen im vorigen Jahre (07a, 07b, 07c) erschienen. Meine Angaben für den Axolotl wurden von ESTERLY im allgemeinen auch für *Plethodon* bestätigt (04).

In seiner ausgezeichneten Bearbeitung der ECKER-WIEDERSHEIMschen Anatomie des Frosches schilderte GAUPP[1] auf Grund eigner Untersuchungen auch den Bau des Coriums (04). Da auf die Ergebnisse der letztgenannten neuesten Arbeiten vielfach zurückzukommen sein wird, dürfte es ausreichend sein, diese hier nur einfach aufzuzählen.

B. Das Corium der Larven und seine Entwicklung.

Die ersten Untersuchungen über die Entwicklung des Coriums der Amphibien veröffentlichte REMAK (52, S. 64) nach gründlichen und erfolgreichen Beobachtungen an Froschlarven. »Die Anlage der Cutis und des unterhäutigen Bindegewebes ist in der Unterhaut gegeben.« Die Zellen der Unterhaut, welche »anfänglich einander begrenzen«, weichen mehr und mehr auseinander und bilden hierdurch schmale wasserhelle Zwischenräume, in denen sich mit Reagenzien »ein ungemein feines und zierliches Netz dunkler verästelter Fasern als Ausläufer der Zellen«, welche selbst sternförmig sind, zur Ansicht bringen läßt. Die zwischen den Fasern befindlichen Maschenräume sind durch »eine gallertige (durch Alkohol und Sublimatlösung erhärtende) Zwischensubstanz« erfüllt, welche »an ihrer Oberfläche dicht unter der Oberhaut eine festere Beschaffenheit zeigt«. »Aus dieser Rinde der Zwischensubstanz bildet sich ein scheinbar homogenes Häutchen, die Anlage der Cutis. Im Bereiche des Schwanzes erhält es sich als glashelle Cutismembran durch das ganze Larvenleben. Im Bereiche der Bauchhöhle dagegen verdickt es sich, zeigt dann Quer- und Längsstreifen als Andeutung der mit Kernen besetzten Bindegewebsbündel, welche im entwickelten Zustande ein sehr festes Gitterwerk als Hauptbestandteil der Cutis bilden.« So wahrscheinlich es demnach auch ist, daß jenes glashelle Häutchen aus Zellen entsteht, so ist es mir doch bisher nicht gelungen, eine besondere Zellenschicht als Anlage für dasselbe zu entdecken: »Der bei weitem dickere, unter der Cutis

[1] Von meiner Arbeit über den Axolotl (02 und 03) hat GAUPP leider nirgends Notiz genommen, obwohl auch einzelne Angaben über andre Amphibien dort verzeichnet sind.

Digitized by Google

gelegene Teil der Unterhaut bildet die Grundlage des embryonischen unterhäutigen Bindegewebes«, welches »in der Bauchdecke während des ganzen Larvenlebens eine ziemlich dicke gallertige Schicht bildet, deren Bau im wesentlichen mit dem der Schwanzflosse übereinkommt«.

Später (55, S. 153) erschien es REMAK »in hohem Grade wahrscheinlich«, daß die »glashelle Membran« im Bereiche des Bauches »aus einer Verschmelzung von Zellen hervorgehe«.

HENSEN leugnete das Bestehen einer derartigen besonderen Membran, obwohl er zugab, »daß eine dichtere Schicht sich auf der Oberfläche des Schwanzes findet« (64, S. 55). Dieser Irrtum wurde bald darauf von EBERTH wieder richtig gestellt (66, S. 491), welcher jene Schicht, wie REMAK, wieder als die »junge Cutis« auffaßte. Er zeigte, daß sie bei jungen Larven »aus feinen steifen, unter rechtem Winkel sich kreuzenden Fasern bestehe«. »Die ganze Lamelle gleicht einem Gitterwerk mit sehr feinen punktförmigen Lücken. Nirgends trifft man um diese Zeit kernhaltiges Protoplasma in derselben, wohl aber zahlreiche feine Protoplasmafäden, die als Ausläufer der darunter gelegenen Zellen senkrecht die Cutis durchsetzen und bei Flächenansichten als feine Punkte erscheinen. Da diese Protoplasmafäden meist in Reihen gruppiert sind, die sich miteinander verbinden, entsteht an der Oberfläche das Bild eines feinen, durch Punkte angedeuteten Mosaiks«. Im weiteren Verlauf der Entwicklung nehmen die anfangs starren Cutisfasern mehr das »Aussehen lockiger Bindegewebsfibrillen« an und »ordnen sich zu feineren und gröberen Bündeln, während zugleich die Zwischenräume sich vergrößern. In die erweiterten Lücken schiebt sich von den unterliegenden Zellen Protoplasma vor, welches da und dort schon Kerne führt. Diese Protoplasmaklumpen bilden rundliche und längliche, mit Ausläufern versehene Zellen — die jungen Bindegewebszellen der Cutis. — Bevor noch der äußerste Saum des Gallertgewebes im Schwanze sich zu einer festeren Membran verdichtet hat, erscheint an seiner Innenfläche eine sehr zarte, feinkörnige, da und dort Kerne einschließende Schicht, die, anfänglich stellenweise unterbrochen, bald eine zusammenhängende Lage bildet«.

In einer zweiten Arbeit gibt HENSEN zwar die Existenz der »Membran« an der Oberfläche des Froschlarvenschwanzes zu (68, S. 114), kann aber EBERTHS Auffassung, daß sie »zur eigentlichen Haut« werde, »nicht ganz beistimmen«. Auch HENSEN gibt an — was anscheinend auch schon EBERTH gesehen —, daß der Innenfläche der Membran, die er als »Basalmembran« bezeichnet, Bindegewebszellen »mit

Digitized by Google

ihren Körpern sich anschmiegen und auf ihrer inneren Fläche sich verzweigen«. »Ein wirkliches Einwachsen der Zellenkörper in den Basalsaum« komme aber nicht vor. Trotzdem gibt er an, daß er später sehr »durchwachsen« sei und »vielleicht infolge dieser Durchwachsung« die »Tendenz annehme, in Fibrillen sich spalten zu lassen«, die indessen gegen Kali und Essigsäure weit resistenter seien wie gewöhnliches Bindegewebe, so daß er sie nicht damit zu identifizieren vermöge. HENSEN betont übrigens ausdrücklich, daß »seine Befunde nicht befriedigend seien, denn die Entstehung der Grundsubstanz der Cutis bleibe ganz unklar«.

Anscheinend von älteren Larven von *Hyla arborea*, *Pelobates fuscus* und *Bombinator igneus* gab sodann LEYDIG an, »daß derjenige Teil der Lederhaut, dem unmittelbar die Epidermis aufliegt, aus hellem Gallertgewebe bestehe« (68, S. 44), was BUGNION für den Axolotl bestätigt (73, S. 308).

Ein neuer Gegner in der Auffassung REMAKS und EBERTHS von der Entwicklung der Cutis erstand diesen in GOETTE. Er konnte zwar bei *Bombinator igneus* die »subepidermale Schicht« schon an ziemlich jungen Larven »als völlig homogene, glasartig dünne Haut« isolieren und sah, daß sie »zwischen der Oberhaut und einem ihr eng angepaßten platten Zellennetze des Bildungsgewebes liege, dessen dotterhaltige Elemente noch vollständig den embryonalen Charakter zeigen« (75, S. 522). Er schließt aber daraus, daß diese Membran »in keiner Weise auf umgebildete Zellen zurückgeführt und nur als cuticulare Ausscheidung, sei es von der Epidermis oder von der Interstitialflüssigkeit, aufgefaßt werden könne«. »In der zweiten Larvenperiode findet man sie von rechtwinkelig sich kreuzenden steifen Fasern durchzogen, an ihrer Innenseite aber statt des Zellennetzes nur noch die außerordentlich zarten und großen scheibenförmigen Kerne, und zwischen ihnen diffuse protoplasmaähnliche Substanz, beides mit der Faserhaut innig verbunden.« Auch später noch findet GOETTE »immer eine vollständig kontinuierliche Haut, welche am Rande, längs dessen sie abgerissen wurde, nicht ausgefasert, sondern stufenförmig ausgezackt aussieht, so daß man die angeblichen steifen Fasern ebensogut für Spalten erklären könnte«. Deshalb halte er »diese Membran nicht für die eigentliche Anlage der Unterhaut, sondern nur für eine verdichtete Grenzschicht der Interstitialsubstanz, welche das Unterhautbindegewebe gegen die Epidermis abschließt« (l. c., S. 523); er erklärt sie deshalb auch, nach dem Vorgange HENSENS, für »eine bloße Basalmembran«.

Dieser Gegensatz in der Auffassung der unter der Epidermis gelegenen Membran, welche teils als Coriumanlage« (REMAK, EBERTH), teils als »Basalmembran« erklärt wurde, zieht sich bis in die Literatur der neuesten Zeit hinein fort, ohne jedoch, daß sich alle Forscher, welche sich darüber geäußert haben, um eine wirkliche Aufklärung der schwebenden Frage eingehender bemüht hätten; sondern vielfach handelt es sich in den nachfolgend zu verzeichnenden Äußerungen um gelegentliche Bemerkungen, die anläßlich andrer Untersuchungen gemacht werden.

So beschreibt PFITZNER das Corium von Froschlarven, deren vordere Extremitäten noch unter dem Integument verborgen waren, als »eine Schicht parallelfaserigen Bindegewebes, in der fast nie Kerne zu sehen sind«. Aus dem darunter liegenden Unterhautbindegewebe sehe man »glänzende, stark lichtbrechende Fasern an das Corium herantreten« (82, S. 732). Diese Fasern, welche »häufig anfangs noch parallel der Oberfläche verlaufen und dann gegen dieselbe umbiegen, um mehr oder minder senkrecht das Corium zu durchsetzen und in die Epithellage einzutreten«, glaubte PFITZNER mit den EBERTHschen Strängen[1] der Epithelzellen in Verbindung treten zu sehen und hielt sie für Nervenfasern, die EBERTHschen Stränge aber für Nervenendigungen. CANINI und GAULE (83, S. 153), von denen letzterer ebenfalls eine Verbindung der aufsteigenden Fasern mit den EBERTHschen Strängen für wahrscheinlich hält, bezeichnen die unter dem Epithel der Froschlarve befindliche Membran, wie PFITZNER, als Corium und halten ein von ihnen beobachtetes, darunter sich ausbreitendes Netzwerk von Zellen und Zellenausläufern für einen Nervenplexus, obwohl sie dessen Zusammenhang mit den Ausläufern der Zellen des Gallertgewebes des Schwanzes feststellen konnten.

Ein ähnliches Netzwerk unter der »subepithelialen hyalinen Schicht« hatte übrigens früher schon KLEIN beschrieben und ebenfalls für nervös gehalten (70, S. 908ff.).

Auch MITROPHANOW (84, S. 196) faßt die fragliche Schicht der Froschlarven als »embryonales Corium« auf, bezeichnet sie aber gleichzeitig auch als »Basalmembran«; dagegen hält er die »Fäden, welche zur Verbindung der EBERTHschen Gebilde[2] mit den Nerven dienen

[1] Mit diesem Namen bezeichne ich die zuerst von EBERTH beschriebenen strang- und plattenartigen Differenzierungen in den Epidermiszellen von Amphibienlarven und Perennibranchiaten; vgl. SCHUBERG (07, S. 593).

[2] Im Original steht, wohl infolge eines Druckfehlers: »Schilde«; MITROPHANOW spricht sonst stets von den EBERTHschen Gebilden (l. c. S. 196).

Digitized by Google

sollen«, einfach für »senkrecht aufsteigende Fasern der Basalmembran« und spricht demgemäß natürlich den EBERTHschen Strängen die Nervennatur ab.

Wichtige Beobachtungen verdanken wir wiederum LEYDIG. Schon 1879 hatte er gezeigt, daß im Schwanze von *Pelobates*-Larven unterhalb der Lederhaut, welche »noch sehr dünn und einfach längsstreifig, d. h. geschichtet« ist, sich eine »epithelartige« Zellenlage abhebt, »von der weg verästigte ‚Zellen' in die Substanz des Gallertmantels sich hineinbegeben« (79a, S. 174). Einen gleichen Zusammenhang der unter dem Corium gelegenen Zellen mit den Zellen des Unterhautbindegewebes zeichnete er dann 1885 nach Schnitten durch die Haut von Salamanderlarven (*S. maculosa*), bei denen er dann ferner nachwies, daß senkrecht durch die Cutis aufsteigende und mit horizontalen Zweigen versehene Ausläufer der Bindegewebszellen sich mit Fortsätzen der Epithelzellen vereinigen. Von diesem in der Lederhaut sich ausbreitenden Maschenwerk von Zellenausläufern glaubt LEYDIG, daß sie »die Grundlinien ziehen« für die Durchsetzung der in horizontalen Lagen ausgebildeten Lederhaut durch »aufsteigende senkrechte Züge«. Die Substanz der späteren wagerechten Lagen sei in diesem Stadium »noch reine Gallerte, von derselben hellen weichen Beschaffenheit, wie sie die Räume zwischen dem Balkenwerk der Zellen im Unterhautbindegewebe ausfüllt« (85, S. 122). Ihrem Herkommen nach faßt er »die homogenen Lagen« wie früher, »durch Zellenabscheidung nach Art der Cuticularbildungen entstanden« auf, was besonders durch Beobachtungen an »noch sehr jungen Larven von Batrachiern« bewiesen werde, wo »eine zusammenhängende Schicht von hüllelosen Zellenleibern als Matrix der noch dünnen, schichtstreifigen Lederhaut erscheine (85, S. 63)[1].

Nicht ganz klar sind teilweise die Angaben von CARRIÈRE (85) am Axolotl. Bei der eben ausgeschlüpften Larve fand CARRIÈRE an der Seite des Kopfes und an der Cornea »die Cutis durch eine deutliche Lage von Zellen dargestellt, welche teils pigmentlos, teils pigmentiert sind«. Bei der Cornea sind dieselben viel kleiner als an der Schnauze und liegen der Epidermis dicht an. »An dem übrigen Umfange des Körpers sind es meist nur vereinzelte Chromatophoren, welche die Cutis darstellen« (85, S. 23).

Bei einer 2,2 cm langen Larve ist unter der Epidermis »eine deutliche Lage fibrillären Bindegewebes« aufgetreten, über dessen Herkunft

[1] Hiermit ist der oben angeführte Befund von 1879 an *Pelobates*-Larven gemeint, auf welchen LEYDIG auch verweist.

Digitized by Google

und genauere Beschaffenheit indessen nichts berichtet wird (l. c. S. 25). Von einer 8 cm langen Larve ferner beschreibt CARRIÈRE das Corium als eine an allen Körperstellen vorhandene »nach der Gegend sehr verschieden dicke Lage von Lamellen elastischen Gewebes (Fasern?), die nach außen zu sehr scharf in alle Unebenheiten der Epidermis eingreifen, an ihrer inneren Grenze in leichten Wellenlinien verlaufen und wie bei den übrigen Amphibien von bindegewebigen Querstreifen durchzogen sind.« »Selten sieht man Kerne in dieser Schicht«; unter ihr werden vielfach Chromatophoren angetroffen, »welche mit ihren Verzweigungen auch in dieselbe hinein ragen können, dann reich verästelte farblose Mesodermzellen, welche mit ihren Ausläufern ein Netz feinster Fasern bilden. Diese Schicht ist besonders da deutlich, wo die oberste Cutisschicht nur wenig entwickelt ist, besitzt aber keine Grenze nach innen zu, sondern reicht bis zu den unter der Epidermis gelegenen Organen; infolgedessen ist ihre Ausdehnung oft sehr groß, oft verschwindend klein, und es ist fraglich, ob wir sie streng genommen wirklich zur Cutis rechnen dürfen« (l. c. S. 28).

Nicht viel wesentlich Neues brachten auch die Untersuchungen KÖLLIKERS an Froschlarven, der sich der Hauptsache nach auf den Standpunkt REMAKS und EBERTHS stellte und das unter der »Cutis« gelegene Zellennetz (»Cutiszellen« nach HENSEN) ebensowenig als die »radiären«, aufsteigenden Fasern für nervöser Natur erachtete. Letztere hielt er vielmehr für »Protoplasmafäden oder Zellenausläufer, die wahrscheinlich von den Cutiszellen aus sich entwickeln, möglicherweise auch mit den inneren Zellen der Schwanzgallerte verbunden sind« (86, S. 15f.). Betreffs der das Corium senkrecht »durchsetzenden Fäserchen, die EBERTH, PFITZNER und CANNINI beobachtet hatten, vermutete er, daß die Wahrheit vielleicht in der Mitte liege« und jene Fäserchen »teils Ausläufer der Cutiszellen, teils Nervenenden und radiäre Fasern« seien.

Auch einige weitere Arbeiten, welche sich übrigens nur beiläufig mit dem Corium beschäftigen und die ich nur der Vollständigkeit halber anführe, erweiterten unsre Kenntnisse vom Bau und der Entwicklung des Amphibiencoriums nicht, so die Arbeiten von FRAISSE (85, S. 76), von MACALLUM (86), von FRENKEL (86), welcher sich hinsichtlich der nervösen Natur der aufsteigenden Fasern wieder an CANNINI anschloß, und das Corium als »Basalmembran« bezeichnete, von F. E. SCHULZE (88, S. 17), welcher für dieselbe den Ausdruck »Grenzfascie« anwandte, von JARISCH (91, S. 569), MASSIE (94), NÖTZEL (95, S. 480) und EHRMANN (96, S. 24).

Digitized by Google

Von der Larve von *Ichthyophis* wurde schon oben (S. 12) erwähnt, daß sie nach den Untersuchungen von P. und F. SARASIN, ebenso wie das ausgebildete Tier, zwei »aus horizontalen Bündeln zusammengesetzte Bindegewebslamellen« besitzt, welche durch vertikale, der Hautringelung entsprechende Bindegewebslamellen verbunden werden (87, S. 79). In der Nähe der »Hügelorgane« wurden an der Basis »der äußeren Stütz- und der nächstliegenden Epidermiszellen« lange Fäden beobachtet, welche »die beiden derben Bindesubstanzlagen« durchdringen und als Zellfortsätze zur Verbindung mit Bindegewebszellen aufgefaßt wurden (l. c. S. 45).

Sehr bemerkenswert sind einige Ausführungen C. RABLS (89, S. 50) über die Entwicklung des Coriums von *Triton*- und *Salamandra*-Larven. Er betonte, daß die schon bei jungen Larven (*Salamandra* von etwa 20 mm Länge) bemerkbare, »sehr dünne, aber bald dicker werdende Schichte ungemein feiner, in rechtem Winkel sich durchkreuzender Fibrillen« keine Basalmembran und nicht von der Epidermis abzuleiten sei, sondern »die erste Fibrillenschicht der Cutis« darstelle und als »Produkt der oberflächlichsten, dicht unter der Epidermis gelegenen Bindegewebszellen«, welche »mit den Fortsätzen tieferliegender Zellen des embryonalen Bindegewebes anastomosieren«, aufgefaßt werden müsse. Die Mehrschichtigkeit der Cutis werde dadurch erreicht, »daß eine Lage von Bindegewebszellen nach der andern in Cutisgewebe sich umbildet«. Ferner könne man »sehr leicht konstatieren, daß ziemlich zahlreiche Bindegewebszellen aus der Tiefe in senkrechter Richtung zwischen den Arealen der einzelnen Cutiszellen aufsteigen, um sich entweder zwischen den oberflächlichsten Cutisschichten und der Epidermis auszubreiten oder aber als perforierende Zellen zwischen den Fibrillen liegen zu bleiben«. Von späteren Vorgängen wird dann nur noch hervorgehoben, »daß gleichzeitig mit der Ausbildung der Drüsen und vielleicht in Abhängigkeit davon die Hauptmasse der eigentlichen Cutis von der basalen Fläche der Epidermis allmählich abgedrängt wird und unter dieser ein ziemlich lockeres, faseriges Gewebe zurückbleibt, in welchem auch die Pigmentzellen liegen«; dieses Gewebe bezeichnete RABL als »subepidermales Bindegewebe« (l. c., S. 51).

Wesentlich auf dem Standpunkt EBERTHS steht LOOSS, der wiederum die Froschlarven untersuchte. Wie früher schon andre Autoren gibt er ferner an, daß die unmittelbar unter der Cutis gelegenen Zellen (Cutiszellen HENSENS) vielfach durch ihre Ausläufer mit den sternförmigen Bindegewebszellen der »Flossengallerte« in Verbindung stehen,

Digitized by Google

und »daß diese letzteren oft auf längere oder kürzere Strecken sich lamellenförmig der Cutis mehr oder minder dicht anlagern und so zur Verdickung derselben beitragen«. Er fand ferner, daß gelegentlich Leucocyten an der Innenfläche der Cutis hinkriechen, »wie sie denn überhaupt in dem Bindegewebe des Flossensaumes zu jeder Zeit reichlich angetroffen werden« (89, S. 33).

Auch Barfurth (91, S. 447) tritt für die Remak-Eberthsche Anschauung ein und spricht sich ausdrücklich gegen die Auffassung des embryonalen Coriums als Basalmembran aus, namentlich im Gegensatz zu den Ausführungen Hatscheks über *Amphioxus* (88, S. 666).

Zu andern Resultaten kam dagegen Maurer (92) bei der Untersuchung sehr junger Stadien des Axolotls. Er fand, daß »die Cutislamelle des Urwirbels sich nach beiden Seiten hin auflöst, indem sie lateralwärts Zellen zur Bildung der Cutis und des subcutanen Bindegewebes abgibt, während sie medialwärts Elemente zur Bildung des Perimysium und der Muskelfascie liefert« (92, S. 346). Bei Embryonen von 6,5 und 7 mm sei noch keine Cutis vorhanden, doch werde das ectodermale Epithel »durch eine als scharfe Linie erkennbare Basalmembran vom unterliegenden Gewebe abgegrenzt« (S. 342). Erst bei Embryonen von 9 mm werde zum ersten Male die Anlage einer Cutis angetroffen, »indem einige platte Zellen der Basalmembran der Epidermis fest anlagern. Es besteht aber noch keine fibrilläre Cutis«. Später entwickeln diese Zellen »in ihrer basalen, d. h. dem Ectoderm zugewandten Hälfte Fibrillen«. Maurer betrachtet also die zuerst sichtbare »Basalmembran« als dem Ectoderm zugehörig, gibt aber auch zu, daß die der Basalmembran angelagerten »Cutiszellen« (im Sinne Hensens) Fibrillen bilden.

Noch weiter geht Klaatsch nach Untersuchungen an *Triton*- und Salamanderlarven, die er, im Anschluß an den vermeintlichen Nachweis des epidermoidalen Ursprunges der »Scleroblasten« bei Fischen, vornahm (94, S. 224). Zwar äußert er sich nicht näher über den Ursprung der »Basalmembran«. Die Zellen jedoch, welche ihrer inneren Fläche anliegen, leitet er von der Epidermis ab, indem er nachzuweisen versucht, daß sie durch Unterbrechungen der Basalmembran aus der Epidermis austreten und sich unter dieser verbreiten, um dann zu Skeletbildnern, zu »Scleroblasten« zu werden. Diese Auffassung Klaatschs fand jedoch von seiten C. Rabls sofort energischen Widerspruch (94, S. 169).

In einer ausführlichen Schilderung der Entwicklung des Coriums der Amphibienlarven hat sodann Maurer seine vorhin berichteten

Digitized by Google

Anschauungen weiter ausgebaut. Diesmal ging er hauptsächlich von der Untersuchung der Anuren aus. Erst bei Larven, »bei denen sich die inneren Kiemen ausbilden«, »findet man (95, S. 131), daß große, flach ausgebreitete Zellen mit verästelten Fortsätzen sich der Basalfläche des Ectoderms anlagern, aber vereinzelt. Sie bilden noch keine einheitliche Lage, auch ist noch keine Spur einer Stützlamelle unter dem Ectoderm nachweisbar. Erst im vierten Stadium[1] tritt eine solche auf in Form einer feinen, aber deutlich doppelt konturierten Lamelle, welche ganz homogen erscheint. Dieselbe schließt sich fest der Basalfläche des Ectoderms an, und an ihrer dem Ectoderm abgewandten Fläche erscheinen ihr große Zellplatten mit scheibenförmig abgeplattetem Kern angelagert. Schon in diesem Stadium sieht man feinste Fortsätze der basalen Ectodermzellen in die homogene Coriumlamelle eindringen, und man kann darin den Ausdruck der Beteiligung des Ectoderms an der Bildung dieser Lamelle erblicken.« »Die Lederhaut ist nicht ganz gleichartig, sondern dicht unter der Epidermis ist sie homogen und dunkler gefärbt, während die tieferen Schichten blasser gefärbt sind und fibrilläre Struktur erkennen lassen, so daß die tieferen Lagen offenbar die älteren, die oberflächlichen die zuletzt gebildeten Teile des Coriums sind.« Diese Tatsache, sowie das Vorkommen von »birnförmigen« Zellen in der basalen Epidermisschicht, deren Fortsätze die »Coriumanlage durchdringen«, scheinen MAURER die Frage nach der Beteiligung des Ectoderms an der Bildung des Coriums nahezulegen (l. c. S. 132). Bei älteren Stadien nimmt die Lederhaut zunächst an Dicke zu und wird fibrillär, enthält jedoch noch keine Zellen. Zuerst treten solche in den tiefsten Schichten auf. Gegen die Epidermis zu besteht jedoch noch »bei mittelgroßen Kaulquappen« eine vollkommen zellenfreie Schicht, welche durch homogene Beschaffenheit und dunklere Färbung sich von den tieferen fibrillären und zellenführenden Schichten unterscheidet. Daraus schließt MAURER, »daß an der Basis der Epidermis eine fortwährende Neubildung von Coriumsubstanz stattfindet, die, wenn man sie von Zellen ableitet, was wohl das einzig Verständliche ist, nur von den basalen Epidermiszellen gebildet sein kann« (l. c. S. 134). Bei einem etwas älteren Stadium findet man in der Gegend der ersten großen Hautdrüsen »die Epidermis von der fibrillären straffen Lederhaut abgedrängt« und zwischen beiden eine neue Schicht entwickelt, »welche allmählich sich später um den ganzen Körper ausdehnt«, die »lockere Coriumlage«.

[1] D. h. bei Larven, bei welchen eben die hinteren Extremitäten als kleine Höckerchen äußerlich sichtbar sind (l. c. S. 128).

Die Basalfläche der tiefsten Epidermislage zeigt hier in das Corium eindringende Fortsätze, welche sich mit Fortsätzen der Coriumzellen verbinden sollen. Aus diesem Befunde, wie aus dem »Herausrücken« des größten Teiles des Zellkörpers einzelner Zellen aus der Epidermis in das Corium hinein, wird geschlossen, daß die im lockeren Bindegewebe zwischen der Epidermis und dem »straffen Corium« gelegenen Zellen wenigstens zum Teil aus der Epidermis stammen, von der sie sich abgelöst haben (S. 138). Ein andrer Teil dieser Zellen stammt jedoch sicher aus dem unter dem straffen Corium gelegenen Bindegewebe. Aus den oben erwähnten »birnförmigen Zellen« bilden sich durch mehrfache Teilung mehrzellige Epidermiszapfen, welche zu den glatten Muskelzellen der Haut werden, die somit ebenfalls ectodermaler Herkunft sind (S. 140). — Die Hauptzüge der eben geschilderten Coriumentwicklung hat MAURER später bei andrer Gelegenheit wiederholt (98, S. 331 ff.).

Die neuesten Untersuchungen über die Entwicklung des Coriums der Amphibien dürften wohl diejenigen sein, welche ich selbst gelegentlich meiner Studien über Zellverbindungen veröffentlicht habe. Da ich unten auf sie zurückzukommen habe, kann eine genauere Ausführung meiner Ergebnisse an dieser Stelle unterbleiben.

II. Zur vergleichenden Anatomie des Coriums.

Als Corium oder Lederhaut wird der dem Mesoderm[1] entstammende bindegewebige Teil des Integuments bezeichnet. Während aber nach außen hin, gegen die Epidermis zu, durch diesen andern Teil des Integuments eine sichere klare Abgrenzung des Organs gegeben erscheint, bedarf die Festsetzung der inneren Abgrenzung besonderer Erörterung. Bei den cranioten Wirbeltieren bezeichnet man allgemein eine zwischen Integument und Muskulatur liegende, ebenfalls bindegewebige Schicht als »Unterhautbindegewebe«, und es erhebt sich daher die Frage, ob und wodurch diese, ihrer geweblichen Zusammensetzung nach mit dem Corium übereinstimmende Schicht sich von diesem in bestimmter Weise abgrenzen läßt?

Daß eine solche Erörterung nicht überflüssig ist, ergibt sich daraus, daß die innere Grenze des Coriums von den einzelnen Autoren tatsächlich in verschiedener Weise gezogen wurde; es ist daher schon im Interesse der gegenseitigen Verständigung geboten, wenn möglich,

[1] Von der abweichenden Ansicht MAURERS und GEGENBAURS wird unten noch die Rede sein.

Digitized by Google

eine Einigung hierüber herbeizuführen. Um dies tun zu können, ist es allerdings notwendig, der späteren Darstellung etwas vorzugreifen.

Wie aus der Zusammenstellung der Literatur hervorgeht und ja auch allgemein bekannt ist, besitzt die Lederhaut einen aus straffem oder kompaktem fibrillären Bindegewebe bestehenden Teil, der insbesondere auf senkrechten Schnitten durch die Haut deutlich eine »Schichtung« erkennen läßt, wie zuerst Ascherson (40, S. 18), richtiger dann Rathke (47, S. 338) erkannt hat. Nur einige der verschiedenen Benennungen dieses Teiles des Coriums seien erwähnt. Stieda (65, S. 57) bezeichnet ihn als »wagerechte Schicht«, Leydig (68, S. 29) als »die eigentliche Grundmasse der derben wagerechten Lagen«, später meistens als den »Grundstock der Lederhaut« (76), Paulicki (85) als »innere Cutislamelle«, ich selbst als »Innenlage« des Coriums (03), Gaupp (04, S. 486) schließlich als »Stratum compactum«. Diese Schicht muß nach meiner Ansicht als die innerste Partie des Coriums angesehen werden, wie ich schon früher ausgeführt habe (03, S. 205) und wie vor mir schon von andern Autoren und nach mir auch von Gaupp betont wurde. Alles, was nach innen von ihr, bis zu dem die Muskulatur umhüllenden Bindegewebe hin folgt, bildet das »Unterhautbindegewebe«. Manche der früheren Autoren, besonders Leydig, hatten noch Teile von diesem als zum Corium gehörig betrachtet; Leydig spricht wiederholt von einer aus lockerem Bindegewebe bestehenden »inneren Grenzschicht«. Den Anlaß zu dieser Auffassung gaben wohl die in der Haut der Anuren auftretenden, besonders bei den echten Fröschen in sehr ausgedehntem Maße entwickelten Lymphräume der Haut. Durch diese großen Lymphräume, die sog. »Lymphsäcke«, welche als Differenzierungen innerhalb des Unterhautbindegewebes aufgefaßt werden müssen, wird bewirkt, daß beim Lospräparieren der Haut bei Anuren, z. B. beim Frosch, der sie nach außen begrenzende Teil des Unterhautbindegewebes zusammen mit der eigentlichen Haut abgetragen wird, so daß derselbe als ein Teil der abgezogenen »Haut« erscheint. Da bei geschwänzten Amphibien diese Lymphräume nur geringere Ausdehnung besitzen — daß sie nicht ganz fehlen, haben Paulicki (85, S. 153) wie ich selbst (03, S. 207) gezeigt —, so ist dies hier nicht möglich.

Die Entscheidung dafür, daß die von mir als »Innenlage« bezeichnete Partie des Coriums dessen innere Grenze bildet, dürfte indessen durch die Entwicklung gegeben sein. Denn, wie aus der unten folgenden Darstellung ersichtlich sein wird, geht sie direkt aus jener Lage fibrillären Bindegewebes hervor, welche als die erste Anlage des

Digitized by Google

Coriums erscheint; und alle bei älteren Larven und bei erwachsenen Tieren auftretenden Teile des Coriums erscheinen als Differenzierungen, welche zwischen der ihr schon frühzeitig von innen her anliegenden Zellenschicht, dem sogenannten »Coriumepithel«, und der Epidermis auftreten.

Seinem histologischen Charakter nach besteht das Corium hauptsächlich aus fibrillärem Bindegewebe, das seine Hauptmasse ausmacht. Ihm gesellen sich bei: elastische Fasern, gallertige Intercellularsubstanz, Pigmentzellen, glatte Muskelfasern, Blutgefäße und Nerven. Für die letzteren bietet das Corium nur das Substrat, durch welches sie an die Epidermis gelangen; ich werde sie hier beiseite lassen, ebenso wie ich das Pigment und die Blutgefäße nur beiläufig erwähnen werde.

Das Pigment und seine Verteilung sind vielfach Gegenstand besonderer Studien geworden, besonders mit Rücksicht auf die Frage des Farbwechsels und die Genese des Pigments. Seine Darstellung bildet daher ein besonderes Kapitel, das den Rahmen der hier vorliegenden Aufgabe überschreiten würde; überdies hat erst vor kurzem Gaupp in ziemlich ausführlicher Weise die hierüber bekannten Tatsachen zusammengefaßt (04, S. 497). Die Verteilung der Blutgefäße bedarf dagegen einer noch etwas genaueren Erforschung mit Hilfe der Methoden der Injektion; bis jetzt liegen nur für den Frosch (vgl. Gaupp, 04), sowie für *Salamandra*, *Triton* und *Spelerpes* (Bethge, 98) derartige Untersuchungen vor, aus denen hervorgeht, daß eine eingehendere vergleichende Untersuchung großes Interesse insbesondere für das Problem der Hautatmung besitzt.

Schließlich möchte ich noch betonen, daß ich die spezielle Oberflächengestaltung des Coriums, die Bildung von Papillen und die Art der Begrenzung gegen die Epidermis hier ebenfalls übergehen werde. Auch dieser Gegenstand dürfte eine besondere Darstellung erfordern. Ich verweise einstweilen auf die Schriften von Leydig (76a; 76b) und Merkel (80).

Die nachfolgende Darstellung wird sich also im wesentlichen mit der Schilderung des fibrillären Bindegewebes, der elastischen Fasern und der glatten Muskeln zu befassen haben, welche indessen auch genügen, um die wichtigsten Grundlagen für eine vergleichend-anatomische Betrachtung des Coriums zu schaffen. Diese soll aber die Hauptaufgabe der vorliegenden Zusammenfassung bilden.

Digitized by Google

Bei der angegebenen Begrenzung des »Coriums« nach innen zu kann man an allen jenen Körperabschnitten erwachsener Tiere, an denen es zu voller Ausbildung gelangt ist, drei Lagen unterscheiden, die ich als: innere, mittlere und äußere Coriumlage bezeichnen will, wie ich es schon seinerzeit bei meiner Bearbeitung des Coriums des Axolotl getan habe (03, S. 205). Da diese sehr ausführlich ist, werde ich, um unnötige Wiederholungen zu sparen, öfter auf sie verweisen können. Daß der Axolotl der Hauptsache nach noch einen larvalen Charakter besitzt, wird dem keinen Eintrag tun, da große, geschlechtsreife Tiere natürlich schon sehr weit in ihrer Entwicklung fortgeschritten sind. Wie weit übrigens die bei ihnen ausgebildeten Verhältnisse bei der Entwicklung zum *Amblystoma* noch verändert werden, vermag ich leider bis jetzt nicht zu sagen. — Eine Besprechung in besonderen Abschnitten erfordern die »perforierenden Stränge« der Anuren.

1. Die innere Coriumlage.

Die innere Coriumlage besitzt bei allen Amphibien, welche ich untersuchen konnte, ihrer Hauptmasse nach den gleichen Bau, den ich beim Axolotl beschrieben habe. Unterschiede zwischen den einzelnen systematischen Gruppen bestehen nur in der Ausbildung der elastischen Fasern, in der Durchsetzung mit besonderen »perforierenden Strängen« und in der Art der Begrenzung gegen die mittlere Lage.

a. Die collagenen Bündel.

Die Hauptmasse läßt in senkrechten Durchschnitten überall die charakteristische horizontale »Schichtung« und im Flächenbilde ebenso die typische Kreuzstreifung erkennen, welche beide auf der Anordnungsweise der collagenen Bindegewebsbündel beruhen. Wie die literarische Übersicht zeigt, wurden über das Zustandekommen dieser Schichtung und Kreuzstreifung im wesentlichen zwei Ansichten geäußert. Nach der einen »sind die Bündel des Bindegewebes so geordnet, daß sie je nach der Dicke der Haut verschiedentlich viele und der Epidermis parallele einfache Schichten zusammensetzen, in deren jeder sie in einer und derselben Richtung verlaufen, dagegen sich mit denen der nächstfolgenden Schichten unter ziemlich rechten Winkeln kreuzen« (RATHKE, 47, S. 339), nach der andern aber bildet jede Schicht für sich eine Lamelle, die selbst wieder aus ungefähr rechtwinkelig sich durchkreuzenden feinsten Fibrillen zusammengesetzt wird; in letzterem Sinne sprachen sich namentlich SZCZESNY

Digitized by Google

für den Frosch (67, S. 32) und C. Rabl für den Salamander aus (89, S. 52); neuerdings hat auch Gaupp für den Frosch sich dieser Ansicht angeschlossen (04, S. 490).

Ich selbst habe nun für den Axolotl gezeigt, daß »die einzelnen Schichten nicht größeren, aus gleich gerichteten Bündeln bestehenden Lamellen entsprechen, sondern daß schon nach relativ kurzem Verlaufe sich die Bündel, wie in der zur Hautoberfläche parallelen Richtung so auch in andern Richtungen zerteilen, so daß die Bündel aufeinander folgender Schichten also auch von innen nach außen sich miteinander maschenartig verbinden«.

Das Corium besitzt also den Bau eines Maschen- oder Schwammwerkes, dessen einzelne Balken aus den gesetzmäßig angeordneten »Bündeln« bestehen; jedes Bündel ist aber kein selbständiges Element, sondern kommt durch Zerteilung der Enden andrer Bündel zustande (03, S. 213). Indem ich für die genauere Begründung dieser Auffassung, welche mir für das Verständnis der Genese der Struktur von Bedeutung zu sein scheint (s. unten), auf meine frühere Darstellung verweise, möchte ich nur nochmals wiederholen, daß alle andern von mir untersuchten Amphibien den gleichen Bau der geschichteten inneren Coriumlage zeigen, wie der Axolotl, was ich auch früher schon in einer Anmerkung erwähnt habe (03, S. 212).

Auch die aufsteigenden, die »Schichten« einzeln oder zu wenigen senkrecht durchsetzenden Bündel, die ich beim Axolotl (03, S. 215, Fig. 4, 6, 10, 17 u. a.) genauer beschrieben habe, kommen allen Amphibien zu, wie ich am andern Orte schon beiläufig bemerkte (S. 218). Zuerst hat sie wohl Leydig beobachtet (76a, S. 224), welcher von Bündeln spricht, welche »die kleinen Lücken der derben Bindesubstanz durchsetzen«; später wurden sie von Herrick und Coghill (98) irrtümlicherweise als Nerven beschrieben, was ich selbst berichtigte (03, S. 216), während sie dagegen von Gaupp richtig dargestellt wurden (04, S. 491). Sehr schön sind sie bei *Proteus* zu beobachten, von wo ich sie kürzlich abbildete (07, Fig. 23), aber auch bei andern Formen, z. B. *Salamandra maculosa* (Taf. I, Fig. 1*a*).

b. Elastische Fasern.

Bemerkenswert ist die Verschiedenheit, welche die Innenlage hinsichtlich des Gehaltes an elastischen Fasern aufweist. Von den älteren Autoren erwähnte Leydig (57, S. 79), daß diese sich in den »unteren Lagen« des Coriums zu kontinuierlichen Netzen vereinigen. Da das, was er als »untere Lagen« bezeichnet, mit dem »Unterhaut-

Digitized by Google

bindegewebe« identisch ist, ist es nur eine Bestätigung seiner Angabe, wenn später EBERTH (69) von dem Vorkommen »zahlreicher elastischer Fasern« in dem »eigentlichen Unterhautzellgewebe« berichtet. EBERTH hebt außerdem hervor, daß elastische Fasern »der eigentlichen Cutis mangeln«, was zuletzt auch TONKOFF (00, S. 98) bestätigte. Ich selbst habe ihre Verteilung beim Axolotl (03) und bei *Proteus* (07) geschildert.

Der Vergleich der früheren und meiner noch unveröffentlichten Beobachtungen ergibt nun, daß Urodelen und Anuren ein verschiedenes Verhalten erkennen lassen. Für den Axolotl habe ich gezeigt (03, S. 228, Fig. 15), daß das Unterhautbindegewebe zahlreiche, in gekreuzter Richtung verlaufende, sich auch netzartig verbindende elastische Fasern besitzt, wodurch die Angabe der älteren Autoren bestätigt wird. Von dieser Schicht aus steigen, anscheinend stets dem Verlaufe der aufsteigenden Bindegewebsbündel folgend, gerade oder etwas gewellte Fasern senkrecht durch die Innenlage auf (03, Fig. 14, 17, 18) und treten, mitunter sich gegen die Epidermis zu gabelnd (03, Fig. 17), in der Regel aber unverzweigt, in die mittlere Coriumlage ein. Nur selten findet man winkelig umbiegende, dem horizontalen Verlaufe der collagenen Bündel folgende Fasern. Im allgemeinen sind sie noch ziemlich dünn, worin sich der noch teilweise larvale Charakter des Axolotls ausspricht.

Das gleiche Verhalten zeigen das Unterhautbindegewebe und die Innenlage des Coriums bei *Proteus* (07), nur sind die Fasern kräftiger entwickelt und zeigen zum Teil auch horizontalen, d. h. der Schichtung parallelen Verlauf[1].

Vergleicht man nun hiermit die Haut von *Salamandra maculosa*, so bemerkt man, daß hier das gleiche Verhalten, nur noch kräftiger und deutlicher ausgeprägt, sich kundgibt (Taf. I, Fig. 2). Das Unterhautbindegewebe enthält außerordentlich zahlreiche, in mehreren Lagen einander überkreuzende Fasern[2]. Von ihnen aus entspringen zahlreiche sehr kräftige Elemente, welche die Innenlage in gerader Richtung senkrecht durchsetzen; sie stehen mit denen des Unterhautbindegewebes in Verbindung wie der Stamm eines Baumes mit den sich im Grunde verzweigenden und ausbreitenden Wurzeln. Manche der aufsteigenden Fasern sieht man schon innerhalb der Innenlage sich verzweigen oder sich pinselartig zerfasern, was bei den meisten allerdings

[1] Dies bedarf noch etwas genauerer Untersuchung.

[2] Wie weit sie »Netze« bilden, vermag ich augenblicklich nicht zu sagen, da ich sie im Flächenbild nicht studierte.

erst an der Grenze der mittleren Coriumlage geschieht; in der Figur ist diese letztere fast ganz mit Pigment erfüllt, das die äußeren Enden der Fasern verdeckt. Mitunter finden sich spitzwinkelige Anastomosen aufsteigender Fasern, vor allem aber bemerkt man nicht wenige, dem Verlaufe der horizontalen Bindegewebsbündel folgende Zweige, welche unter nach außen oder innen offenem spitzen Winkel von ihnen abtreten, um alsbald in zu ihnen senkrechter Richtung zu verlaufen.

Die Innenlage ist also sehr reich an aufsteigenden Fasern, enthält aber auch wie bei *Proteus* solche, welche parallel zur Körperoberfläche verlaufen.

Vergleicht man nun hiermit die Innenlage des Coriums bei Anuren, so findet man in ihren geschichteten Teilen nur sehr selten isoliert aufsteigende, und gar keine horizontal ziehenden elastischen Fasern, wie schon die früheren Autoren, vor allem Eberth und Tonkoff betont haben. Ich kann diese sowohl für *Rana esculenta* (Fig. 4), wie für *R. arvalis, Bombinator bombinus* (Fig. 6), *Pelobates fuscus* und *Hyla arborea* nach Untersuchung an Orceinpräparaten im allgemeinen bestätigen und glaube daher, daß das gleiche für alle Anuren Geltung haben wird. Nur bei *Bombinator* (Taf. I, Fig. 6) und bei *Hyla* fand ich einzelne isoliert aufsteigende Fasern.

Damit ist nun nicht gesagt, daß die Innenlage des Coriums bei den Anuren sonst überhaupt nicht von elastischen Fasern durchsetzt wird; sie wurde nur, von den beiden angeführten Fällen abgesehen, frei von solchen gefunden, welche sie, in gleicher Weise wie die isoliert aufsteigenden collagenen Bündel, isoliert durchziehen. Wohl aber finden sich bei allen Anuren elastische Fasern in den sogenannten »aufsteigenden Faserzügen« (der älteren Autoren), welche das gesamte Corium durchsetzen.

Daß diese zuerst von Ascherson (40, S. 18, s. oben S. 3) beschriebenen »aufsteigenden Faserzüge« nicht mit den »aufsteigenden Bündeln« verwechselt werden dürfen, habe ich schon früher ausgeführt (03, S. 217) und hat auch Gaupp (04, S. 490) erwähnt. Diese gröberen Züge oder Stränge, welche Czermak (49, S. 252) für Kanälchen hielt, hat Leydig 1857 als »senkrechte Bündel« beschrieben (S. 79) und abgebildet (Fig. 45); später hat er sie mehrfach als »senkrecht aufsteigende Züge«, welche die lockeren »Grenzschichten« der Lederhaut miteinander verbinden, bezeichnet, und, wie auch Stieda (65), nachgewiesen, daß in ihnen Nerven und Blutgefäße emporsteigen. Gaupp hat sie »perforierende Bündel« benannt (04, S. 491). Um sie

von den »aufsteigenden Bündeln« besser unterscheiden zu können, schlage ich jedoch vor, ihnen den Namen »perforierende Stränge« beizulegen. Dieser Ausdruck charakterisiert ihren Verlauf und sagt, im Gegensatz zu den aufsteigenden »collagenen Bündeln« und den aufsteigenden elastischen Fasern, nichts über ihre Natur aus. Dies ist aber aus dem Grunde besser, weil ihre Zusammensetzung etwas wechselt, wenngleich es stets bestimmte Elemente sind, die an ihrem Aufbau teilnehmen, vor allem: collagene Bündel, elastische Fasern, glatte Muskelfasern, dazu Pigmentzellen, Nerven und Blutgefäße. Da die »perforierenden Stränge«, wie wir sie von nun an nennen wollen, die innere Coriumlage (der Anuren) durchsetzen, durften sie hier nicht unerwähnt bleiben; da sie jedoch bis zur Epidermis hinaufreichen, also auch durch die mittlere und äußere Lage des Coriums hindurchziehen und keiner Lage ganz angehören, so dürfte es am richtigsten sein, sie in einem besonderen Abschnitt zu besprechen (s. unten S. 38).

c. Bindegewebszellen, Pigmentzellen, Blutgefäße, Nerven.

Die fixen Bindegewebszellen zeigen in der inneren Coriumlage überall die charakteristische, an die Corneazellen erinnernde Anordnung, wie ich sie vom Axolotl (03, S. 233ff., Fig. 22—27) und *Proteus* (07, Fig. 20) beschrieben und abgebildet habe und wie sie von früheren Autoren, besonders Eberth (69), von »*Rana temporaria*« (Fig. 1) sowie *Hyla arborea* (Fig. 8) und Ehrmann (85, 92) vom »Frosch« in guter Darstellung wiedergaben. Von den Pigmentzellen, welche vor allem im Unterhautbindegewebe vielfach in horizontaler Schicht sich ausbreiten (worauf nicht näher eingegangen werden soll), sei nur angeführt, daß sie allein bei *Salamandra*, die sich ja überhaupt durch eine starke Pigmentierung der Haut auszeichnet, in der Innenlage häufiger angetroffen werden (Taf. I, Fig. 1), und zwar nicht nur in der Durchwanderung begriffen, wie ich es beim Axolotl gelegentlich fand (03, S. 262, Fig. 5 und 17*p*), sondern auch, wenigstens teilweise, horizontal ausgebreitet. Bei Anuren habe ich die Innenlage, abgesehen von den perforierenden Strängen, stets pigmentfrei gefunden (Taf. I, Fig. 3—7).

Blutgefäße und Nerven durchsetzen bei Urodelen die Innenlage, ohne den Verlauf ihrer Elemente irgendwie zu beeinflussen, wie ich das für den Axolotl früher schon angab (03, S. 299 u. 300) und für *Proteus* und *Salamandra* bestätigen kann; bei den Anuren sind sie, wie erwähnt, von den perforierenden Strängen umschlossen.

Digitized by Google

d. Die äußere Grenzzone der Innenlage.

Bei *Proteus* ist, wie aus den Schilderungen von Bugnion (73) und mir (07, Fig. 20 u. 23) hervorgeht, die Innenlage des Coriums gegen die mittlere Lage ziemlich scharf abgesetzt, was auch bei den Larvenformen meist deutlich zu sehen ist. Bei größeren Axolotln dagegen geht die innere Coriumlage mehr allmählich in die mittlere über, indem die äußeren »Schichten« dünner werden und sich zum Teil gegen die Epidermis zu bogenförmig vorwölben (03, S. 212 u. 219).

Eine ähnliche Gestaltung der Grenze zwischen innerer und mittlerer Coriumlage trifft man nun nicht selten bei den Anuren[1], nur in noch schärferer Ausprägung. Bei ihnen wird, nicht bei allen Formen in gleicher Weise und ebenso nach den Körperregionen wechselnd, die Grenze zwischen den beiden Lagen des Coriums durch nach außen vorgewölbte arkadenartige Bogen gebildet, welche nach außen außerordentlich scharf begrenzt sein können.

Diese scharfe Grenze wird durch eine sehr eigentümliche Zone erzeugt, welche ich mit dem indifferenten Ausdruck »Grenzzone« vorläufig bezeichnen möchte (»Siebschicht« nach Kastschenko und Gaupp). Die geschichtete Innenlage nimmt nun in den von der »Grenzzone« umschriebenen Bögen und Arkaden ein etwas andres Aussehen an, als in den unteren Schichten; die ebene Schichtung geht allmählich in eine gewölbte über, derart, daß die äußeren »Schichten« allmählich die gleiche bogenförmige Krümmung zeigen, wie die sie nach außen abschließende Grenzzone; gleichzeitig wird der Verlauf der Bindegewebsbündel etwas lockerer und unregelmäßiger (Taf. I, Fig. 3, 4, 7*gz*). Bei manchen Färbungen fällt diese Partie schon durch ihre etwas hellere Färbung auf (Taf. I, Fig. 3 u. 7). Besonders hell und von besonders lockerem Bau fand ich sie in Schnitten von der Rückenhaut einer *Rana arvalis* (Fig. 5). Hier kann man sogar sehr im Zweifel darüber sein, ob die ausgedehnte helle Schicht wirklich zur Innenlage und nicht etwa zur Mittellage zu rechnen sei. Ich entscheide mich für die erstere Möglichkeit, weil nach außen eine Lage folgt, welche den sonst gewöhnlichen Bau der Mittellage zeigt, und weil ich es nicht für ausgeschlossen halte, daß das der Figur zugrunde liegende Präparat einem besonderen Zustande des Coriums entspricht. Von Leydig ist wohl zuerst auf Grund mikroskopischer Untersuchung angegeben worden, daß bei den Männchen von »*Rana fusca*« die Haut während der

[1] Bei Salamandrinen ist der Übergang stets, soweit mir bis jetzt bekannt, ein mehr allmählicher.

Laichzeit eine Anschwellung erfahre, welche besonders durch »eine Umsetzung der aus horizontalen Lagen bestehenden Mittelpartie der Lederhaut in gallertiges Bindegewebe« zustande komme (68, S. 42; 77, S. 121; 92a, S. 206). Ich möchte nun vermuten, daß die eigentümliche Beschaffenheit der Haut in dem wiedergegebenen Präparat einer derartigen Veränderung ihren Ursprung verdankt, kann dies aber nicht mit Bestimmtheit behaupten, weil ich über das Geschlecht und die Zeit, in welcher das betreffende Tier konserviert wurde, leider keine Notizen zur Hand habe[1].

Ein besonderes Interesse, vor allem aber auch eine besondere und eingehendere Untersuchung verdiente die die Innenlage nach außen hin abschließende »Grenzzone«. Auf sie hat zuerst EBERTH aufmerksam gemacht (69, S, 12). Er beschreibt von der Grenze zwischen innerer und äußerer Coriumlage (nach meiner Bezeichnungsweise) »eine von einer feinkörnigen Masse gebildete Linie, die sich bei *Rana temporaria* an dünneren Schnitten in sehr zarte, viele feine Ausläufer tragende und miteinander anastomosierende, graugelbe, kernhaltige Zellen auflöst, die schwache Interferenzerscheinungen zeigen. Bei *Rana esculenta* findet sich statt dieser zarten gelben Linie ein breiter gelber Saum, der sich nach unten allmählich verliert. Statt aus Interferenzzellen besteht derselbe aus interferierenden feinen Bindegewebsfäserchen, wie das Tapetum fibrosum im Auge der Säuger«. Später hat KASTSCHENKO (82, S. 361) diese Schicht als »siebförmige Hautschicht« beschrieben; er beobachtete richtig, was auch schon EBERTH andeutete, daß sie durchbrochen ist, um die »senkrecht durchsetzenden Bündel«, d. h. die »perforierenden Stränge« (nach meiner Bezeichnungsweise) hindurchzulassen, und daß sie an den Rändern der zum Durchtritt dienenden »Maschen« sich nach unten umschlägt und für die verbindenden Bündel trichterförmige, mit breiteren Öffnungen nach außen zugekehrte Scheiden bildet. Ihrer Zusammensetzung nach schien sie ihm aus »haufenweise verteilten Körnern« zu bestehen, zwischen welche von unten her sehr feine Bindegewebsfasern emporsteigen. KASTSCHENKO erbrachte den Nachweis, daß diese Schicht bei Krappfütterung der Frösche sich rot färbt. Seitdem hat meines Wissens nur noch GAUPP (04, S. 490) sie erwähnt; er bestätigte im wesentlichen die Angaben von EBERTH und KASTSCHENKO und beschreibt das Aussehen der von ihm als »Siebschicht« bezeichneten Zone in VAN GIESON-Präparaten. »Sie besitzt in ihnen einen leicht violetten Schimmer

[1] Die von LEYDIG angegebene »Anschwellung« ist in mehrfacher Hinsicht bemerkenswert und verdiente wohl eine genauere Untersuchung.

Digitized by Google

und zeigt eine sehr dichte Struktur; eine Schichtung in horizontale Lamellen ist durchaus nicht erkennbar. Wohl aber steigen feine Fasern aus der unterliegenden Schicht in vertikaler Richtung in sie auf. Kerne oder Zellen sind in ihr nicht nachweisbar. Ob das granulierte Aussehen, das die Schicht darbietet, von wirklichen körnigen Bildungen herrührt oder nur der Ausdruck eines sehr feinen faserigen Filzwerkes ist, vermag ich nicht zu sagen und verdiente eine besondere Untersuchung.« »Die Oberfläche der Siebschicht erscheint glatt.« Ich habe diese Schilderung GAUPPS deshalb ganz wiedergegeben, weil ich ihr nichts Wesentliches hinzuzufügen habe und sie auch zur Erläuterung meiner Zeichnungen dienen kann, von denen Fig. 3 das Verhalten der Schicht (*gz*) vom dorsalen Seitenwulst einer *Rana esculenta* nach VAN GIESON-Färbung zeigt, wobei sie einen dunkelblau violetten Ton angenommen hatte. Fig. 4 ist nach einem Orceinpräparat gezeichnet und läßt das Fehlen der Kerne und die hier nur sehr zart angedeuteten aufsteigenden »Fäserchen« erkennen; man sieht ferner hieraus, daß diese mit elastischen Fasern nichts zu tun haben, da sie ungefärbt bleiben. Bestätigen kann ich auch, daß, wie GAUPP angibt, die »Grenzzone« (Siebschicht) von der Mittellage öfter durch eine Spalte getrennt wird. Hinzufügen kann ich dagegen, daß ich die besondere »Grenzzone« auch bei *Bombinator bombinus* auffand, jedoch nur an einzelnen Stellen und in schwächerer Ausbildung; sie zeigte nach VAN GIESON-Färbung den gleichen Ton wie bei *Rana esculenta*. Ich traf sie ferner ziemlich gut entwickelt bei *Pelobates fuscus*, wo sie sich bei Färbung mit Boraxkarmin-Hämatoxylin (0,25 %)-Kaliumchromat (1 %) dunkelschieferblau färbte (Fig. 7 *gz*). Bei *Hyla*, *Rana arvalis* und bei sämtlichen untersuchten Urodelen habe ich sie vermißt. Man darf wohl annehmen, daß die eigentümliche »Grenzzone« auf die Anuren beschränkt ist; ob sie allerdings allen Formen unter diesen zukommt, bedarf weiterer Untersuchung.

2. Die mittlere Coriumlage.

Die mittlere Lage des Coriums (*cm*) ist derjenige Teil, welcher sowohl bei den einzelnen Formengruppen wie an dem gleichen Individuum die relativ größten Verschiedenheiten aufweist. Während die Innenlage wenigstens am Stamm des Körpers annähernd die gleichen Dimensionen bewahrt, kann die Dicke der mittleren Lage ziemlich erheblich wechseln, wie schon BUGNION für *Proteus* (73, S. 307) und ich für den Axolotl erwähnt haben (03, S. 201). Für den »Frosch« hat GAUPP ebenfalls gezeigt, daß die Dicke der mittleren Lage, des

Digitized by Google

»Stratum spongiosum«, wie er es nennt, sehr wechselt. Er schreibt dies der Abhängigkeit von der Ausbildung der Hautdrüsen zu, was im allgemeinen auch zutrifft.

a. Die Bindegewebsbündel.

Im allgemeinen ist die mittlere Lage von der inneren wie von der äußeren — und dies hat für alle Fälle Geltung — durch die Verlaufsrichtung der Bindegewebsbündel charakterisiert. Diese weicht von dem »horizontalen geschichteten Verlauf« ab, ist indessen keine durchaus regellose. Wie sie verläuft, hängt, wenigstens zum Teil, von den in die Mittellage eingelagerten Drüsen ab. Unbeeinflußt von diesen bleibt sie bis zu einem gewissen Grade dann, wenn zwischen den Bindegewebsbündeln gallertige Intercellularsubstanz in reichlicherem Maße entwickelt ist.

Dieser Zustand ist vor allem bei den Perennibranchiaten verwirklicht, von welchen ich *Proteus anguinus* Laur. und *Siren lacertina* L.[1] untersucht habe. Für *Proteus* hat schon BUGNION (73) angegeben, daß die mittlere Coriumlage zahlreiche, senkrecht zur Oberfläche aufsteigende Bündel enthält, was ich selbst bestätigen konnte (07, S. 589, Fig. 20 u. 23*a*); das gleiche ist bei *Siren* der Fall, vor allem aber auch beim Axolotl, für welchen ich auf meine frühere Darstellung verweisen kann (03, S. 218ff., Fig. 4, 5, 10, 35). Bei den Larven aller Amphibien ist das gleiche Verhalten zu beobachten, wie ich schon von einigen Beispielen erwähnt habe (SCHUBERG 07, S. 570, 576, 579). In welcher Weise die aufsteigenden Bündel der mittleren mit jenen der inneren Lage zusammenhängen, habe ich ebenfalls schon beim Axolotl geschildert (03); bei den andern erwähnten Formen finden sich in dieser Hinsicht keine Unterschiede.

Bei den Larven verlaufen die aufsteigenden Bündel der Mittellage noch ziemlich isoliert (07, Fig. 18 u. 22); und das gleiche ist an den noch wachsenden Partien der *Proteus*-, wie Axolotlhaut der Fall, also vor allem an den Flossensäumen (07, Fig. 23, an der Basis des Flossensaumes von *Proteus;* 03, Fig. 35, vom Flossensaum des Axolotl). Schon bei *Proteus* zeigen jedoch die mehr das ausgewachsene Verhalten darbietenden Körperstellen eine größere Dichtigkeit der aufsteigenden Bündel (07, Fig. 20), ebenso beim Axolotl (03, Fig. 5 u. 10). Bei

[1] Von dieser Art konnte ich nur ein altes Spiritusexemplar untersuchen, dessen Erhaltung nicht sehr gut war; ich verzichte daher auf eine Wiedergabe von Figuren, was um so eher geschehen kann, als die zu erwähnenden Verhältnisse auch ohnedem verständlich sein werden.

größeren Tieren ist hier die Zahl der Bündel, besonders in der inneren Partie der Haut, so groß, daß sie dicht zusammenschließen und die vorher sie trennende gallertige Grundsubstanz mehr und mehr zurücktritt. Mit der Zunahme der Zahl treten auch noch andre Verlaufsrichtungen hervor, indem die allerdings die Hauptmasse bildenden aufsteigenden Bündel von solchen andrer Richtung durchflochten werden. Damit wird der Übergang gebildet zu dem Verhalten der Mittellage, wie wir es bei erwachsenen Salamandriden und Anuren treffen, bei denen eine große Anzahl einander durchflechtender Bündel vorhanden ist, von denen aber noch viele senkrecht oder schräg emporsteigen. Die Bündel sind hier dicht aneinander gefügt, anscheinend ohne Ausbildung einer gallertigen Grundsubstanz.

Beim Axolotl habe ich die Mittellage senkrecht durchsetzende »säulenartige Züge« von Bindegewebsbündeln gefunden, durch welche die Drüsen mit der Innenlage in Verbindung stehen; sie entspringen, wie die andern aufsteigenden Bündel, aus der Innenlage, verbreitern sich gegen die Drüse zu und umfassen sie seitlich (03, S. 222, Fig. 4). Bei *Proteus* habe ich sie nur mitunter, nicht regelmäßig angetroffen (07, S. 589). Anscheinend kommt ihnen eine mechanische Funktion zu, indem sie der gallertigen Grundsubstanz als Stütze dienen und deren Durchtränkung mit lymphoider Flüssigkeit gewährleisten (03, S. 223).

Bei Anuren fand ich ähnliche säulenartige Züge nur dort, wo die Mittellage eine erhebliche Verdickung zeigt, so besonders bei *Rana esculenta* in den dorsalen Drüsenwülsten (Taf. I, Fig. 3); sie sind hier jedoch zum Teil mit den »perforierenden Strängen« identisch, auf welche unten noch zurückzukommen sein wird. Ein Teil von diesen bildet genau ebensolche, die Drüsen stützende und sich seitlich um sie ausbreitende Stränge, wie es bei den »säulenartigen Zügen« des Axolotls der Fall ist (Taf. I, Fig. 3, 5, 7). Wenn die Drüsen, wie oft, dicht gedrängt stehen, so ist der Anteil dieser die Mittellage durchsetzenden, sich um die Drüsen ausbreitenden Stränge am Aufbau der mittleren Coriumlage nicht ganz unerheblich, da sie ja zum großen Teil aus Bindegewebsbündeln bestehen (s. unten).

Beim Salamander wie bei den Anuren hängt die Dicke der mittleren Coriumlage, wie GAUPP schon für den Frosch bemerkt, im wesentlichen von der Entwicklung der Drüsen ab. Das Verhalten der dorsalen Drüsenwülste von *Rana esculenta* ist in dieser Hinsicht sehr lehrreich. Seitlich von ihnen enthält die Haut streckenweise gar keine Drüsen, und die Mittellage, die im Drüsenwulst mächtig erhöht war,

Digitized by Google

verdünnt sich dementsprechend zu einem ganz schmalen Saume. Genau das gleiche Verhalten ist bei allen andern Anuren an entsprechenden Partien zu beobachten; ebenso auch bei *Salamandra maculosa* z. B. an der Haut der Kehle (Taf. I, Fig. 2). Übrigens ist beim Salamander die Mittellage meistens sehr schmal und zwischen den kleineren Drüsen fast ganz von Pigment erfüllt.

Sehr bemerkenswert ist, daß bei den Anuren alle, auch die größten Drüsen, ganz innerhalb der dadurch erhöhten Mittellage liegen, bei den Kröten sogar die Parotiden und die großen Rückendrüsen. Bei den Salamandern dagegen sind wenigstens die großen Giftdrüsen des Rückens tief eingesenkt: sie liegen nach innen vom gesamten Corium, auch von der Innenlage, im Unterhautbindegewebe (Taf. I, Fig. 1*gd*), da sie schon frühzeitig, bei ihrer ersten Anlage, das noch einheitliche Corium durchbrechen (vgl. SCHUBERG 07, S. 569).

b. Die elastischen Fasern.

Beim Axolotl (SCHUBERG, 03, S. 231) läßt sich für die meisten elastischen Fasern der mittleren Coriumlage eine Verbindung mit den durch die innere Lage aufsteigenden nachweisen. Sie erscheinen größtenteils als deren Fortsetzungen und steigen senkrecht oder schräg, meist unter etwas welligem Verlauf und sich verästelnd gegen die Außenlage zu auf, die sie indessen in der Regel nicht erreichen; manche, insbesondere nahe der Grenze von innerer und mittlerer Lage liegende Fasern schließen sich den gegen die Epidermis zu vorgewölbten Bindegewebsbündeln dieser Region an oder ziehen sonst in querer Richtung. Stärkere Entwicklung und dichtere Anhäufung zeigen die elastischen Fasern in den »säulenartigen Zügen« unterhalb der Drüsen, in denen sie die Verlaufsrichtung der Bindegewebsbündel wiederholen (03, Fig. 14). Bedeutend stärker als bei dem immerhin noch larvalen Axolotl sind natürlich auch in der Mittellage die elastischen Fasern bei *Proteus*. Der Charakter der Verteilung ist zwar ungefähr der gleiche, doch sind die einzelnen Elemente zahlreicher und kräftiger, vor allem aber reichen sie nicht nur bis zur äußeren Coriumlage, sondern auch noch in diese hinein (07, S. 589).

Beim Salamander und bei den Anuren enthält die Mittellage die Verzweigungen der aus der Innenlage aufsteigenden Fasern, welche bis zur Epidermis hin ausstrahlen. Bei Anuren sind es — nach Beobachtungen an *Rana esculenta*, *R. arvalis*, *Bombinator pachypus*, *Pelobates fuscus* und *Hyla arborea* — die Zweige der durch die perforierenden Stränge hereintretenden Fasern; manche biegen außerhalb der

»Grenzzone«, mitunter deren Rand unmittelbar folgend, bogenförmig um (Taf. I, Fig. 4 von *Rana esculenta*), andre durchziehen die Mittellage in mannigfacher Richtung, umfassen zum Teil die Drüsen (Taf. I, Fig. 6 von *Bombinator pachypus*) und endigen fast ausnahmslos in feinen, zur Epidermis aufsteigenden Fäserchen, die allerdings durch das unter dieser entwickelte Pigment vielfach verdeckt werden. Bei *Rana esculenta* hat TONKOFF arkadenartige Anastomosen zwischen den bogenförmig umgebogenen, aus benachbarten perforierenden Strängen stammenden Fasern beobachtet (00, Fig. 1); ich kann dies Verhalten bestätigen, fand aber Anastomosen stets nur in der inneren Partie der Mittellage, niemals so weit oberflächlich, wie sie TONKOFF zeichnete.

c. Andre Bestandteile.

Auf die Bindegewebszellen, die ich vom Axolotl genauer geschildert habe (03), ebenso auf die Pigmentzellen, Nerven und Blutgefäße der mittleren Lage will ich hier nicht näher eingehen. Nur das sei bemerkt, daß die mittlere Lage des Coriums bei allen Amphibien der Hauptsitz der Pigmentierung der Haut ist und von den verschiedenartigen Formen des Pigments oft fast vollständig erfüllt wird (vgl. z. B. Fig. 1, 2, 4, 6, 7).

In den Fällen, in welchen die Mittellage des Coriums eine besonders lockere Beschaffenheit besitzt, wie bei Perennibranchiaten (*Proteus*, *Siren*), enthält die Mittellage des Coriums, wie schon BUGNION für *Proteus* erwähnt (73, S. 307), eine ziemlich erhebliche Menge von gallertiger Grundsubstanz, welche wohl den größten Teil des zwischen den Bündeln und den Zellen übrig bleibenden Raumes ausfüllt. Das gleiche Verhalten zeigen alle Larvenformen, denen der Axolotl, vor allem mit noch nicht völlig erwachsenen Exemplaren, hierin entschieden zuzurechnen ist. Wie ich schon früher angab, färbt sich diese Gallerte mit basichen blauen Anilinfarben metachromatisch schwach rosa, was wohl auf einen Mucingehalt schließen läßt (03, S. 221).

Der Bau und die Ausdehnung dieser Gallerte, sowie die etwaige Verteilung von Lymphräumen in ihr und ihre Beziehung zu den Zellen bedürfen genauerer Untersuchung, ebenso ob und wie weit sie noch bei ausgebildeten Salamandrinen und Anuren erhalten bleibt.

3. Die äußere Lage des Coriums.

Für den Axolotl habe ich den Nachweis erbracht (03, S. 223), daß unmittelbar unter der Epidermis eine besondere, als »Basalmembran« erscheinende und gelegentlich auch als solche bezeichnete, besondere

Lage vorhanden ist, welche aus Bindegewebsbündeln der gleichen Art besteht, wie sie sonst im übrigen Corium sich finden. Sie besitzt eine deutliche Kreuzstreifung und gleicht hierin, wie in ihrem sonstigen Verhalten, der ersten Anlage des Coriums bei Larven, das ja ebenfalls vielfach als Basalmembran aufgefaßt wurde (vgl. oben S. 14 und unten S. 44). Daß sie eine solche nicht ist, geht, wie schon früher betont, auch daraus hervor, daß sie an verschiedenen Stellen des Körpers, vor allem an den Flossensäumen, mit der inneren Coriumlage sich vereint, was schon PAULICKI, der sie auch sonst im allgemeinen richtig beurteilte, nachwies (85, S. 144). Die Entwicklung rechtfertigt diese Auffassung vollkommen (vgl. unten S. 44). Ich habe schon früher darauf hingewiesen, daß dies auch aus einem Vergleich mit andern Amphibien, vor allem *Proteus*, *Siren* und *Ichthyophis* hervorgehe (03, S. 224). Inzwischen habe ich die Außenlage von *Ichthyophis* (07, S. 578) und *Proteus* (07, S. 590) genauer beschrieben und kann hier hinzufügen, daß sie sich bei *Siren lacertina* L. ziemlich geradeso zu verhalten scheint. Bei allen diesen Formen zeigt sie genau die gleiche Schichtung (bei *Siren* noch sehr zart) und Durchsetzung von aufsteigenden Bündeln wie die Innenlage, woraus ihre Gleichwertigkeit mit dieser sichergestellt wird, abgesehen davon, daß sie auch hier an bestimmten Körperstellen mit der Innenlage verschmilzt. Für ihre Durchsetzung mit Zellen und elastischen Fasern, welch letztere bis an die Epidermis heranreichen, sowie ihre Durchwachsung mit Blutcapillaren verweise ich auf meine frühere Beschreibung der *Proteus*-Haut (87, S. 588 ff).

Durch diese Ausbildung einer geschichteten äußeren Lage unterscheiden sich die bis jetzt untersuchten Perennibranchiaten und Gymnophionen vom Axolotl und den Larven der andern Amphibien. Bei den Salamandrinen und Anuren dagegen findet sich ebenfalls eine geschichtete Außenlage; wenigstens konnte ich bei *Salamandra maculosa* und den von mir untersuchten Anuren (*Rana esculenta*, *R. arvalis*, *Bombinator pachypus*, *Pelobates fuscus*, *Hyla arborea*) eine solche nachweisen. Meist erscheint sie als ein heller Grenzsaum, als welche sie von älteren Autoren mehrfach beschrieben wurde. Wenn sie, was die Regel darstellt, sich nicht so deutlich als besondere Lage abhebt, wie bei den untersuchten Perennibranchiaten und Gymnophionen, so beruht dies vor allem darauf, daß die mittlere Coriumlage weniger locker gebaut ist als bei diesen. Letztere ist im Gegenteil oft sehr dicht und kompakt, dazu noch, wie erwähnt, mit Pigment dicht erfüllt, so daß die Außenlage weniger

Digitized by Google

durch ihre Struktur als durch ihre Pigmentlosigkeit auffällt und sich demnach nur als heller »Grenzsaum« abzeichnet.

Bindegewebszellen, und vor allem Ausläufer von solchen, gehen beim Salamander und bei den Anuren jedenfalls dicht an die Epidermis heran. Eine Verbindung mit deren gezahntem oder gezackten inneren Rande findet anscheinend nicht in dem Maße und in der Allgemeinheit statt, wie ich das für *Proteus*, Axolotl und andre Larvenformen nachzuweisen in der Lage war (03 und 07). Ich hoffe auf diese Verhältnisse an der Grenze von Epidermis und Corium von Salamandrinen und Anuren, welche technisch besondere Schwierigkeiten darbieten, bei andrer Gelegenheit zurückkommen zu können; ebenso auf die Endigung der elastischen Fasern, welche in die Außenlage, gegen die Epidermis hin ausstrahlen und in vielen Fällen mindestens dicht an sie herantreten. Daß das gleiche bei *Proteus* der Fall ist — nicht dagegen beim Axolotl — habe ich schon früher gezeigt (07 und 03).

4. Die perforierenden Stränge des Coriums der Anuren.

Das Corium der Anuren wird von besonderen, auf senkrechten Hautschnitten vertikal aufsteigenden Strängen durchsetzt, die ich als »perforierende Stränge« bezeichnen möchte. Für die Begründung dieses Namens und ihre Verschiedenheit von »aufsteigenden Bündeln« der Innenlage kann auf die obenstehenden Ausführungen (s. S. 28) verwiesen werden. Eine gesonderte Besprechung erfordern sie aus dem Grunde, weil sie keiner Lage des Coriums allein angehören, sondern alle Lagen, von der inneren bis zur äußeren durchsetzen.

Ihrem Verlauf nach stimmen sie zum Teil mit den säulenartigen Zügen des Axolotls überein, welche ich bei dieser Form in der Regel zwischen Innenlage und Hautdrüsen fand (s. oben S. 34); aber nur zum Teil. Wie alle senkrecht oder schräg durch die Mittellage aufsteigenden Bindegewebsbündel und elastischen Fasern der Axolotlhaut sind die aufsteigenden Bindegewebsbündel und die zwischen ihnen verlaufenden elastischen Fasern, welche die Grundmasse der säulenartigen Züge bilden, Fortsetzungen der gleichnamigen, die Innenlage senkrecht durchsetzenden Elemente; sie entspringen aber in der Innenlage, ohne diese in ihrer sonstigen Anordnung irgendwie zu beeinflussen.

Ganz anders verhalten sich die perforierenden Stränge der Anuren; diese durchsetzen die gesamte Innenlage, unterbrechen sie geradezu, und erzeugen dadurch, wie schon Ascherson (40, S. 18)

Digitized by Google

bei der ersten Beschreibung nicht unzutreffend bemerkte, »vierseitige Felder mit abgerundeten Ecken«. Die perforierenden Stränge der Anuren treten schon aus dem Unterhautbindegewebe in mehr oder weniger kräftiger Ausbildung hervor; sie beginnen mit kegelförmiger Verbreiterung und haben somit beim Eintritt in die Innenlage etwa die Form eines, der letzteren mit dem weiten Teile aufsitzenden Trichters. LEYDIG hat mehrfach und richtig betont, daß die innere »Grenzschicht« des weichen lockeren Bindegewebes (d. i. das »Unterhautbindegewebe«) und die äußere Grenzschicht (d. h. die »mittlere Coriumlage«) sich mitten durch die wagerechten Lagen in Verbindung setzen« (z. B. 68, S. 29). Dies ist tatsächlich der Fall. Die Bindegewebsbündel der perforierenden Stränge biegen, was schon STIEDA angedeutet hat, aus dem Unterhautbindegewebe unter rechtem Winkel um und durchziehen, teils in Gestalt von soliden Strängen, teils aber auch die Wand eines hohlen Cylinders bildend, die Innenlage des Coriums, welche, wie erwähnt, durch sie unterbrochen wird (Taf. I, Fig. 3, 4, 5, 7 *ps*). Sie können dabei den Verlauf derselben in dem Sinne beeinflussen, daß deren Schichten, den ausgerundeten Trichterflächen sich anschmiegend, nach oben umgebogen werden (s. besonders Taf. I, Fig. 5 und 7). Nach dem Durchtritt durch die Innenlage treten die Bindegewebsbündel der perforierenden Stränge meistens wieder kegelförmig auseinander und verlieren sich allmählich im Geflecht der mittleren Coriumlage. Ein Teil von ihnen umfaßt mit den ausgebreiteten Ausläufern die Drüsen (Taf. I, Fig. 3 und 5); sie verhalten sich hierbei dann ganz ähnlich wie die »säulenartigen Züge« der Axolotlhaut, so daß sie als säulenartige Stützen der Drüsen erscheinen (s. besonders Fig. 3). Diese Beziehung zu den Drüsen trifft aber, wie gesagt, nur für einen Teil der Stränge zu, und zwar sind es anscheinend nur, oder wenigstens vorzugsweise jene, in welchen die Bindegewebsbündel ziemlich dicht zusammengedrängt sind. Diese enthalten außer Bindegewebs- und Pigmentzellen noch elastische Fasern, welche, aus dem Unterhautbindegewebe aufsteigend, die innere Coriumlage durchsetzen und in die mittlere Lage eintreten, um sich, unter Verzweigung und allmählicher Verfeinerung, in dieser auszubreiten (s. oben). Sie können außerdem, wie schon die älteren Autoren beschrieben haben, Nerven-, Blut- und Lymphgefäße einschließen, die auf diese Art in die mittlere Lage eintreten.

In jenen perforierenden Strängen aber, bei denen die Bindegewebsbündel beim Verlauf durch die Innenlage ungefähr die Wand eines Cylindermantels besitzen, verlaufen glatte Muskelfasern.

Digitized by Google

Wie schon oben erwähnt, wurden diese Elemente in der Haut der Anuren zuerst von HENSCHE (56, S. 281) gefunden, wenngleich nicht ausgeschlossen ist, daß manche der von ihm dafür gehaltenen Gebilde es in Wirklichkeit nicht waren. Sie wurden später vor allem von EBERTH (69) genauer beschrieben und abgebildet und dann auch von LEYDIG, der früher an ihrem Vorkommen gezweifelt hatte (57, S. 82), als solche anerkannt (76a, S. 207). Ich selbst habe ihr Vorkommen beim Laubfrosch bestätigt (91, S. 54; 93, S. 3). MAURER, dem alle diese Angaben unbekannt geblieben waren, hat sie später ebenfalls beschrieben und ihre Entwicklung untersucht (94, S. 152; 95, S. 129).

Die glatten Muskelzellen (*m*) sind entweder einzeln (s. z. B. Taf. I, Fig. 6, von *Bombinator*) oder zu mehreren (Fig. 4 und 5) in den perforierenden Strängen enthalten. Ich kenne sie von *Rana esculenta*, *R. fusca*, *R. arvalis*, *Pelobates fuscus*, *Bombinator pachypus*, *Bufo vulgaris* und *Hyla arborea*. Ihr Vorkommen dürfte daher bei den Anuren ein allgemeines sein. Sie fehlen dagegen anscheinend völlig bei den Urodelen, sowohl bei den Perennibranchiaten, wie bei den Salamandrinen[1].

Die Menge, in welcher sie vorkommen, ist bei den verschiedenen Arten, und bei der nämlichen Art an den einzelnen Körperstellen recht verschieden. Die Topographie ihrer Verbreitung bedarf noch etwas genauerer Untersuchung. Recht kräftig entwickelt sind sie in der Bauchhaut von *Hyla* (SCHUBERG 91, S. 54).

Schon EBERTH (69) wies beim Frosch nach, daß die äußeren Enden der Muskelfasern bis an die Epidermis herantreten. Ich selbst habe dann angegeben, daß diese Enden mit den Fortsätzen der Epidermiszellen in Verbindung stehen (93, S. 3), während MAURER von einem Eindringen der glatten Muskelzellen in die unterste Schicht der Epidermis berichtete (95, S. 129). Soviel ich zurzeit sagen kann, kommen beide Arten der Endigung der Muskelzellen vor; doch sind meine Untersuchungen hierüber noch nicht abgeschlossen.

In naher Beziehung zu den Muskelzellen stehen bei den solche enthaltenden Strängen die elastischen Fasern. Sie begleiten und umhüllen sie derart, daß ihr Verlauf jenen der Muskelzellen vollkommen wiederspiegelt (Taf. I, Fig. 4, von *Rana esculenta*). Besonders bemerkenswert ist die Haut von *Hyla*, wo es zur Bildung von geschlossenen, die einzelnen Muskelzellen umfassenden elastischen Röhren kommt, welche nach innen mit den Fasern des Unterhaut-

[1] Ich sehe dabei ab von den in der Cloakengegend vorhandenen glatten Muskelzellen, deren Vorkommen ich für *Salamandra* und *Triton* bestätigen kann.

Digitized by Google

bindegewebes in Verbindung stehen, und von welchen nach außen gegen die Epidermis hin und in die mittlere Coriumlage ausstrahlende Fasern sich abspalten. Ähnliches habe ich auch bei *Pelobates* gesehen. Ich hoffe, auf diese eigentümlichen Verhältnisse an andrer Stelle zurückkommen zu können und verzichte daher zunächst noch darauf, meine Angaben durch eine Abbildung zu belegen.

5. Zusammenfassung.

Überblicken wir die Summe der einzelnen bisher verzeichneten Tatsachen, so ergibt sich, wie ja schon aus der Darstellung zu entnehmen war, daß das Corium der einzelnen Abteilungen der Amphibien bemerkenswerte Unterschiede aufweist.

Bei den Perennibranchiaten (*Proteus*, *Siren*[1]) ist die Innenlage in der typischen Weise »geschichtet« und von aufsteigenden Bündeln durchsetzt. Die mittlere Lage ist ziemlich dick und enthält außer den hauptsächlich senkrecht aufsteigenden Bindegewebsbündeln eine ziemliche Menge gallertiger Intercellularsubstanz. Die äußere Lage ist entweder gerade so geschichtet wie die innere, und kann an manchen Körperstellen deren Dicke nahezu erreichen (*Proteus*), oder dünn und erst sehr zart geschichtet (*Siren*). Die elastischen Fasern steigen aus dem Unterhautbindegewebe durch die Innenlage auf, in welcher sie horizontale Äste abgeben, und durchsetzen die mittlere und äußere Lage bis an die Epidermis, zu welcher sie senkrecht emporstreben. »Perforierende Stränge« und glatte Muskelzellen fehlen. Die Drüsen liegen alle in der mittleren Lage.

Die Salamandrinen (*Salamandra*, *Triton*) besitzen eine sehr kräftig entwickelte, geschichtete und von aufsteigenden Bündeln durchzogene Innenlage. Die mittlere Lage ist meist niedrig, von kompaktem Bau und fast ganz mit Pigment erfüllt (*Salamandra*). Gallertige Intercellularsubstanz ist am ausgebildeten Tier nicht entwickelt. Die äußere Lage ist geschichtet und erscheint als homogener Grenzsaum. Die sehr kräftig entwickelten elastischen Fasern (*Salamandra*) steigen

[1] *Menopoma* habe ich selbst nicht untersucht; doch möchte ich nicht unterlassen, auch hier darauf hinzuweisen, daß nach den Angaben LEYDIGS (s. oben S. 10) die Cutis dieses Tieres zu innerst durch eine feste Schicht von weißlicher Farbe begrenzt wird, und daß die relativ ansehnliche Dicke der Lederhaut anscheinend nicht durch den »Grundstock« (= »innere Lage«), sondern durch die »obere lockere, gefäßtragende Grenzlage« (= »mittlere Lage«) bedingt wird. Eine genauere Untersuchung dürfte wohl auch hier eine »äußere« Lage noch auffinden lassen.

Digitized by Google

senkrecht durch die Innenlage auf, geben in diese parallel zur Schichtung ziehende Fasern ab und strahlen durch die mittlere und äußere Lage pinselförmig bis zur Epidermis hin aus. »Perforierende Stränge« und glatte Muskelzellen fehlen. Die Drüsen liegen nur zum Teil in der mittleren Lage; die Parotiden und die Drüsen der zwei dorsalen Längsreihen, welche embryonal zuerst angelegt werden, durchbrechen das embryonale Corium und liegen ganz im Unterhautbindegewebe.

Der Axolotl stimmt mit den einheimischen Salamandrinen insofern überein, als die geschichtete Innenlage aufsteigende Bindegewebsbündel sowie elastische Fasern enthält und der perforierenden Stränge und Muskelzellen entbehrt; er unterscheidet sich aber durch die Dünne und die mangelnde Schichtung der Außenlage, durch die Entwicklung von gallertiger Grundsubstanz in der Mittellage und durch die Anordnung der Drüsen, welche alle in der letzteren gelegen sind. Die Dünne der Außenlage und die Anwesenheit gallertiger Grundsubstanz in der dickeren Mittellage hat er ebenso wie die relativ schwache Ausbildung der elastischen Fasern mit allen Amphibienlarven gemeinsam: dies sind also Charaktere, welche nur zeigen, daß der Axolotl bis zu einem gewissen Grade dem larvalen Stadium entspricht — wie auch nicht anders zu erwarten. Die Lagerung der Drüsen bleibt somit als einziger wirklicher Unterschied, dem aber wohl keine zu große Bedeutung beizulegen sein dürfte.

Im Unterschiede von den beiden Abteilungen der Urodelen besitzen die Anuren vor allem, soweit Angaben hierüber vorliegen, »perforierende Stränge«, welche zum Teil aufsteigende glatte Muskelzellen einschließen. Die Innenlage enthält zwar aufsteigende Bindegewebsbündel, in der Regel aber (abgesehen von den perforierenden Strängen) keine oder nur wenige elastische Fasern. Die Mittellage ist kompakt, scheint keine gallertige Grundsubstanz zu enthalten und wechselt je nach der Einlagerung der Drüsen, von welchen jedoch keine das Corium durchbrechen.

Die Gymnophionen schließlich stimmen — nach den Angaben von F. und P. Sarasin (87, S. 79) — mit den Perennibranchiaten durch die Schichtung der äußeren und den »lockeren« Bau der mittleren Lage überein; von diesen unterscheiden sie sich nur durch den Körper ringförmig umziehende, senkrecht aufsteigende »Lamellen« und die Einlagerung von Schuppen. Perforierende Stränge und glatte Muskelfasern scheinen zu fehlen; über die elastischen Fasern ist noch nichts bekannt.

Wie diese Zusammenstellung zeigt, stimmt der Bau des Coriums im

Digitized by Google

großen und ganzen mit den meist verbreiteten Vorstellungen über die Verwandtschaftsbeziehungen der einzelnen Abteilungen überein und läßt die auch in andern Merkmalen zutage tretende Ursprünglichkeit der Gymnophionen ebenfalls erkennen.

Anderseits geht aber aus der Übersicht unsrer Kenntnisse hervor, daß das Corium einer vergleichend-anatomischen Betrachtung nicht nur nicht unwert ist, sondern daß ein weiterer Ausbau der hierzu erforderlichen Kenntnisse sehr zu wünschen wäre.

III. Das Corium der Larven und seine Entwicklung.

Es war nicht meine Absicht, die embryonale Herkunft der Elemente des Mesoderms zu untersuchen, welche an der Bildung der Haut, speziell des Coriums sich beteiligen; es kam mir vielmehr nur darauf an, früheste Stadien des Coriums, in denen es schon als solches erkennbar erscheint, zu ermitteln und deren allmähliche Umwandlung kennen zu lernen. Aber noch in einer andern Hinsicht mußte die Untersuchung eine gewisse Einschränkung erfahren,

Die Frage nach der Entwicklung des Coriums ist aufs engste verknüpft mit dem Problem der Histogenese der collagenen Elemente des Bindegewebes, ein Problem, über dessen Lösung eine Einheitlichkeit der Meinungen bisher noch nicht erzielt wurde. Eine Lösung desselben gerade am Corium der Amphibien erscheint mir indessen ziemlich schwierig; ich bin vielmehr der Ansicht, daß hierzu andre Objekte geeigneter erscheinen, und hoffe dies in späteren Untersuchungen erweisen zu können. Ich werde daher die Histogenese des Coriums, speziell die Entstehung der collagenen Substanz, hier nur streifen und muß mir vorbehalten, die hierüber geäußerten Anschauungen bei andrer Gelegenheit genauer zu begründen.

Abgesehen von dieser hier nur beiläufig zu berührenden Frage, bietet die Entwicklung des Coriums noch in andrer Richtung ein größeres und allgemeineres Interesse. Mehrfach ist die Meinung ausgesprochen worden, daß noch auf Entwicklungsstadien, in denen die eigentliche Sonderung der Keimblätter bereits vollzogen ist, die schon zur Epidermis gewordenen Ectodermpartien Zellen abgäben, zur Beteiligung am Aufbau von Organen, welche nach den herrschenden Ansichten auf rein mesodermaler Grundlage entstünden. Zuerst ist diese Meinung für die Entstehung von Skeletgebilden bei Fischen und Amphibien ausgesprochen worden, dann aber auch für die Entwicklung des Coriums. Da ganz kürzlich erst v. Szily (07) eine ausführliche Übersicht der einschlägigen Literatur gegeben hat, darf ich wohl

Digitized by Google

auf diese verweisen und mich darauf beschränken, allein die für die Entwicklung des Coriums vorliegenden Angaben anzuführen.

In erster Linie sind hier die bereits oben erwähnten (s. S. 20) Angaben KLAATSCHS (94) und MAURERS (95) über die Entwicklung des Coriums der Amphibien zu erwähnen, nach welchen wenigstens ein Teil der Zellen des Coriums aus der Epidermis stammen soll. Viel weiter noch geht RETTERER, welcher das ganze Corium wie das Unterhautbindegewebe aus den untersten Zellschichten der Epidermis entstehen läßt, während KRAUS (06) für die Reptilien eine Beteiligung der Epidermis am Aufbau des Coriums für wahrscheinlich hält.

Aus derartigen Angaben ist der Schluß gezogen worden, daß die Lehre von der »Specifität der Keimblätter« nicht mehr zu Recht bestehe, womit »eines der wichtigsten allgemeinen Resultate der embryologischen Forschung« (ZIEGLER, 02, S. 43) in Abrede gestellt würde.

1. Der Verlauf der Entwicklung.

Während ich spätere Larvenstadien von verschiedenen Urodelen- und Anurenarten untersuchte, beschränkten sich meine Beobachtungen an jüngeren Stadien auf den Axolotl. Über sie habe ich schon in anderm Zusammenhange ziemlich ausführlich berichtet (07, S. 559).

MAURER (92, S. 342) hatte bei Axolotl-Embryonen von 6,5 und 7 mm Länge eine der Epidermis anliegende »Basalmembran« beschrieben; bei Embryonen von 9 mm fand er dieser Basalmembran einige platte Zellen fest angelagert, von denen die nicht pigmentierten, hellen, »zur Bildung der Cutis führen«. Daß an der Bildung der Basalmembran das Ectoderm beteiligt ist, betont er bei Darstellung seiner späteren Untersuchungen an Froschlarven ausdrücklich (95, S. 131). Ich selbst habe dann gezeigt, daß die homogene, zellenlose Schicht unter der Epidermis keine Basalmembran, sondern die erste Anlage des Coriums ist, welche sich färberisch schon gerade so verhält wie das Corium der späteren Stadien, über dessen Natur keine Zweifel mehr bestehen. Sie ist bei geeigneter Färbung (besonders nach MALLORY) bis gegen die Spitze des Schwanzes hin zu verfolgen. Besonders lehrreich ist die Untersuchung von Horizontalschnitten; auf ihnen sieht man deutlich, daß das in der Kopf- und vorderen Rumpfregion etwas dickere Corium im Schwanze allmählich an Dicke abnimmt, um schließlich ganz aufzuhören. Schon bei etwas älteren Larven von 11—12 mm ist es aber bis zur Schwanzspitze zu verfolgen. Sowohl auf senkrechten Schnitten wie bei Flächenansicht erscheint diese früheste Anlage des Coriums als eine zusammenhängende Membran. Ob sie, wie

Digitized by Google

wahrscheinlich, schon vom allerersten Anfang an die sehr bald schon deutlich werdende Kreuzstreifung besitzt, vermag ich zurzeit noch nicht anzugeben. Ihre Substanz darf man wohl als »Präcollagen« bezeichnen, obwohl damit zunächst nichts weiter gesagt ist, als daß später collagene Substanz aus ihr hervorgeht.

Wie die erste Anlage des Coriums im Kopfe und der vorderen Region des Körpers dicker ist, als weiter hinten, so liegen ihr hier auch zahlreichere Zellen von unten her flach an. Ich habe schon früher (07, S. 561) darauf hingewiesen, daß nicht nur die Zahl der Zellen, sondern vor allem auch deren Ausdehnung durch ihre weithin sich erstreckenden Ausläufer größer sind, als aus den früheren Untersuchungen zu entnehmen ist, und ich habe daraus geschlossen, daß es nicht notwendig sei, die erste Entstehung des Coriums (der »Basalmembran« nach MAURER u. a.) der Epidermis zuzuschreiben. Diesen Schluß halte ich auch jetzt noch für zutreffend. Ich kann aber nicht umhin, selbst auf eine Tatsache hinzuweisen, welche ihm auf den ersten Blick zu widersprechen scheint. Verfolgt man nämlich die sehr dünne erste Anlage des Coriums im Schwanze der Larven, besonders gegen seine Spitze zu, so bemerkt man sowohl auf horizontalen Längs-, wie auf Querschnitten nur ziemlich wenige Zellen, welche dem Corium mit ihrer ganzen Fläche anliegen, und ihre Zahl nimmt gegen die Spitze zu mehr und mehr ab. Daraus geht hervor, daß die dem Corium flach anliegenden Zellen nicht für seine allererste Entstehung in Betracht kommen können. Es läßt sich jedoch zeigen, daß die erste Coriumanlage verbunden ist mit Ausläufern von Zellen, welche in der Mitte der Schwanzflosse liegen; und sie sind es wohl, welche die erste Anlage des Coriums hervorbringen. Diese Zurückführung des Coriums auf Zellausläufer, welche annähernd senkrecht zu ihm aufsteigen, erscheint weniger wunderbar, wenn man weiß, wie die quer durch die Schwanzflosse des Axolotls und andrer Amphibienlarven hindurchziehenden collagenen Bindegewebsfasern entstehen. Für sie werde ich an andrer Stelle nachweisen, daß sie auf die gleiche Weise gebildet werden und jedenfalls dann, wenn sie gebildet sind, zu den Ausläufern der sie hervorbringenden Zellen senkrecht oder schräg gerichtet sind. Wenn also auch der frühesten, sehr dünnen Anlage des Coriums gar keine oder nur wenige ganze Zellen mesodermalen Ursprunges mit breiter Fläche anliegen, so ist damit noch keineswegs gesagt, daß sie nicht auf die Tätigkeit mesodermaler Zellen zurückzuführen ist, und daß die Epidermis für ihre Bildung verantwortlich gemacht werden muß.

In der vorderen Partie des Körpers liegen jedoch, wie erwähnt,

Digitized by Google

schon sehr bald zahlreiche Bindegewebszellen und Ausläufer von solchen dem Corium flach an, und bei größeren Larven ist dies Verhalten immer weiter nach hinten zu deutlich ausgeprägt[1].

An jenen Stellen, an welchen das Corium noch ziemlich dünn ist, hat es noch immer den Charakter einer zusammenhängenden Membran, welche, wie schon manche der älteren Beobachter erkannt haben, eine deutliche Kreuzstreifung erkennen läßt. Sie besitzt den gleichen Bau wie die zarte Außenlage des erwachsenen Axolotls (SCHUBERG 03, S. 225, Fig. 11), welche ebenfalls eine Kreuzstreifung zeigt und durch kleine runde Lücken durchbrochen ist. Ich glaube, daß diese Kreuzstreifung auf einer besonderen Anordnung der Struktur und zunächst, wenigstens bei ganz dünnen Membranen, noch nicht auf der Anwesenheit getrennter Bündel beruht, wie sie erst bei etwas größerer Dicke des Coriums zu erkennen sind. Es muß weiteren Untersuchungen vorbehalten bleiben, eine Entscheidung hierüber herbeizuführen.

Im wesentlichen den gleichen Charakter behält das Corium verhältnismäßig lange bei, bei *Salamandra maculosa* z. B. bis zum Ausschlüpfen der Larven. Es besteht aus der ziemlich gleichmäßigen, unter der Epidermis liegenden, zellenlosen Lage von »Präcollagen«, welcher die als das Coriumepithel bezeichnete Schicht von epithelartig angeordneten Zellen innen anliegt (vgl. z. B. SCHUBERG, 07, S. 562). Mit der allmählich fortschreitenden Dickenzunahme läßt die Lage von Präcollagen, welche vorher nur eine Kreuzstreifung zeigte, immer mehr jene Art von »Schichtung« erkennen, welche für die Innenlage des ausgebildeten Coriums so charakteristisch ist. Man kann, auf Schnitten, nun schon »Bündel« unterscheiden, und zwar nicht nur parallel zur Hautoberfläche verlaufende, sondern auch aufsteigende, welche die Enden der das Unterhautbindegewebe und die Flossensäume senkrecht durchsetzenden Bündel darstellen. Die Verhältnisse entsprechen ziemlich denen der ausgebildeten Innenlage, sind nur viel feiner. Dieser Bau bleibt im wesentlichen auch dann noch bestehen, wenn von den Zellen des Coriumepithels Fortsätze in das Corium aufsteigen (07, Fig. 2 und 6). Das Coriumepithel wie die das Corium senkrecht durchsetzenden Bündel haben früher wiederholt eine falsche Deutung erfahren. Die letzteren hatte PFITZNER (82, S. 732) für

[1] Auf die dicht unter der Coriumanlage sich ausbreitenden Pigmentzellen soll hier nicht eingegangen werden. Nur das möchte ich erwähnen, daß ich auch bei jungen Larven körnige Zellen fand, deren Körner sich z. B. mit Dahlia stark färbten. Ich glaube, daß es sich um Pigmentzellen handelt, deren »Pigmentgranula« noch farblos waren. Vgl. hierzu SCHUBERG (03, S. 276).

Digitized by Google

Nerven gehalten, welche im Epithel endigen sollten (in den »EBERTHschen Strängen«), während das Coriumepithel von CANINI und GAULE (83, S. 153) als »Nervenplexus« aufgefaßt wurde. Diesen Anschauungen wurde zum Teil schon bald nachher von MITROPHANOW (84, S. 196) wie von KÖLLIKER (86, S. 15) entgegengetreten.

In Wirklichkeit verhält sich das Corium in den fraglichen Stadien (beim Axolotl bei Larven von etwa 50 mm, bei *Salamandra maculosa* noch bei eben geborenen Larven) tatsächlich in der Art, wie es schon teilweise von REMAK (52, s. oben) und vor allem von EBERTH (66) im wesentlichen völlig zutreffend beschrieben worden ist.

Auch die damit ziemlich übereinstimmende Beschreibung HENSENS von 1868 trifft in tatsächlicher Hinsicht größtenteils zu; nur ist seine Deutung insofern unrichtig, als er das Corium als »Basalmembran« auffaßt, eine Auffassung und Bezeichnung, welche bis in die neueste Zeit hinein immer wieder zum Vorschein kam, nun aber endlich einmal von der Bildfläche verschwinden sollte. Es ist das um so mehr zu wünschen, als der histologische Begriff der »Basalmembran«, der vielleicht am besten aus der histologischen Literatur zu streichen wäre, nach meiner Meinung ein recht unklarer und unbestimmter ist.

Im weiteren Verlaufe der Entwicklung dringen nun, wie ich kürzlich für verschiedene Formen (Axolotl, Salamander, Unke) nachgewiesen habe (07), in das Corium von dem unter ihm ausgebreiteten Coriumepithel senkrecht aufsteigende Fortsätze ein, welche sich mit basalen Fortsätzen der untersten Epidermiszellen verbinden und horizontale, d. h. parallel zur Hautoberfläche ziehende Fortsätze abgeben. In gleichem Maße, als das Corium an Dicke zunimmt, wächst auch die Zahl der einzelnen Schichten von horizontalen Fortsätzen. Obwohl ich das Flächenbild dieser horizontalen Fortsätze bei den hier in Rede stehenden jüngeren Larven nicht genauer untersucht habe, darf wohl aus der völligen Übereinstimmung des jungen Coriums mit dem einheitlichen Corium der Flossensäume erwachsener Axolotl (vgl. SCHUBERG, 03, S. 255; 07, S. 564) gefolgert werden, daß sie nicht nur einfache Fädchen sind, als welche sie in senkrecht zur Hautoberfläche geführten Schnitten erscheinen, sondern einem Maschenwerk angehören, das an seinen Verzweigungsstellen oder Knotenpunkten kleine Protoplasmaansammlungen besitzt (03, S. 252, Fig. 45).

Sobald das Corium eine gewisse Dicke erreicht hat, findet man in ihm außer den immer stärker werdenden Ausläufern der Coriumepithelzellen auch ganze, kernhaltige Zellen. Ich bin ebenfalls schon früher für die Ansicht eingetreten, daß diese Zellen von unten her, d. h. aus

Digitized by Google

dem Coriumepithel, in das Corium einwandern (03, S. 255; 07, S. 565 u. 581), in gleicher Weise, wie eine solche Einwanderung noch an dem einheitlichen Corium der Flossensäume erwachsener Axolotl erfolgt (03, S. 255). Genau entsprechende Bilder, wie ich sie von jenem Objekt zur Stütze meiner Ansicht beizubringen in der Lage war (03, Fig. 52, 38, 44, 51, 42), trifft man im Corium jüngerer Axolotllarven. Ich fand sie vor allem bei einer Larve von 56 mm Länge, bei welcher gerade die ersten Anlagen der großen Hautdrüsen sich zu entwickeln beginnen, in großer Zahl und habe in den Fig. 8—15 einige von ihnen wiedergegeben. Die erste Veränderung der sich zur Einwanderung anschickenden Zellen des Coriumepithels scheint in einer kugeligen Abrundung zu bestehen, mit welcher eine stärkere Vorwölbung in das darunterliegende gallertreiche Unterhautbindegewebe verbunden ist (Fig. 8); eine Erscheinung, welche ich auch beim Corium der Flossensäume der erwachsenen Axolotl beobachtete (03, Fig. 52). Wie dort, findet man ferner auch hier Zellen, welche mit ihrem Zellkörper und dem ihn fast vollständig erfüllenden Kern das Corium senkrecht durchsetzen (Fig. 9, 12) und die verschiedensten Stadien der allmählichen horizontalen Umbiegung oder Ausbreitung erkennen lassen. So zeigt z. B. die Fig. 12 eine Zelle, welche sich dicht unter der Epidermis nach rechts umzubiegen beginnt, und Fig. 10 eine solche, deren hakenförmige Umbiegung noch weiter vorgeschritten ist. Fig. 9 zeigt dagegen den ersten Anfang einer horizontalen Ausbreitung der mit ihrem Hauptteil das Corium senkrecht durchsetzenden Zelle, und die Fig. 11 und 15 lassen erkennen, wie mit der allmählichen horizontalen Ausbreitung der Zelle eine Verkürzung der senkrecht aufsteigenden Teile der Zelle Hand in Hand geht. Die Fig. 13 und 14 schließlich machen den Eindruck, als ob die senkrecht aufgestiegenen Zellen sich in einer etwas tieferen Schicht des Coriums ausbreiteten, als sie ursprünglich senkrecht emporgewandert waren. Genau entsprechende Stadien wie vom Axolotl, fand ich bei Larven von *Bombinator pachypus* Bonap.; sie stimmen dem Wesen nach so weit mit jenen vom Axolotl überein, daß auf eine genauere Beschreibung verzichtet werden kann.

Zur Beurteilung der soeben beschriebenen Bilder ist zunächst zu betonen, daß es sich bei den abgebildeten Zellen tatsächlich um »fixe« Bindegewebszellen[1] handelt, und nicht etwa um in oder durch das Corium wandernde amöboide Wanderzellen. Um eine Verwechslung

[1] Der übliche Ausdruck entspricht hier zwar nicht mehr dem Wortsinn; er mag aber wohl mit der gleichen Freiheit angängig sein, wie man von der Teilung eines »Individuums« bei Infusorien usw. spricht.

Digitized by Google

mit solchen auszuschließen, habe ich nur derartige Zellen zur Darstellung gewählt, welche ich in Dahliapräparaten fand, und bei denen ein mehr oder weniger großes Stückchen des Zellkörpers zeigt, daß die angegebene Verwechslung ausgeschlossen ist. Wie ich früher gezeigt habe (03, S. 295), ermöglicht schon die Form und der Durchmesser der Protoplasmafortsätze eine genügend sichere Unterscheidung zwischen Bindegewebszellen und Wanderzellen, so daß also eine Verwechslung mit jenen nicht in Betracht kommt. Da ferner das Corium auf den früheren Stadien zellenlos ist, so können, wie ausdrücklich betont werden soll, die beschriebenen Zellformen nur im Sinne einer Einwanderung, und nicht etwa einer Auswanderung, gedeutet werden.

Das Wesentliche der obigen Darstellung hat schon EBERTH (66, S. 491) im allgemeinen durchaus zutreffend beschrieben (s. oben S. 14). Er zeigte, daß in das zuerst zellenlose Corium zahlreiche senkrecht aufsteigende Ausläufer der unter ihm liegenden Zellen eintreten, und gab an, daß sich später »von den unterliegenden Zellen Protoplasma vorschiebe, welches da und dort schon Kerne führt.« »Diese Protoplasmaklumpen bilden rundliche und längliche mit Ausläufern versehene Zellen — die jungen Bindegewebszellen der Cutis.« HENSEN (68, S. 114) leugnete ein »wirkliches Einwachsen der Zellenkörper« in das von ihm als »Basalsaum« bezeichnete Corium, und, soviel ich sehe, ist erst C. RABL (89, S. 50 f.) wieder für eine Einwanderung von Bindegewebszellen »aus der Tiefe« eingetreten, was MAURER, wenigstens für einen Teil der Zellen, ebenfalls für wahrscheinlich hielt (95, S. 138). Auch K. C. SCHNEIDER spricht von einer Einwanderung der unter dem Corium liegenden Zellen, die er »Corioblasten« nennt (02, S. 815). Ich selbst schließlich habe mich, wie schon erwähnt, bereits mehrfach zugunsten einer Einwanderung ausgesprochen (02, S. 400, 401; 03, S. 255; 07, S. 565 u. 581). Trotz dieser einzelnen, zugunsten der Einwanderung vorliegenden Angaben war es jedoch geboten, auf diese Frage genauer einzugehen, nicht nur weil jene Angaben recht verstreut und wenig beachtet waren, sondern vor allem auch deshalb, weil noch keinerlei durch Abbildungen gestützte Beweise bisher vorlagen [1].

Der weitere Verlauf der Entwicklung des Coriums ist durch die Untersuchungen von RABL (89), MAURER (95) und mir selbst (03, 07) klargestellt worden, so daß ich hier, nur um die Darstellung zu

[1] Meine eignen früheren Abbildungen beziehen sich nur auf die Verhältnisse ausgebildeter Axolotl, die allerdings an den Flossensäumen mit den embryonalen Zuständen übereinstimmen; indessen bedurfte dies doch wohl eines besonderen Beweises.

Digitized by Google

vervollständigen, darauf einzugehen brauche, wobei ich mich natürlich kurz fassen kann.

Ich selbst habe kürzlich (07, S. 566, 570, 577) gezeigt, daß ein Teil der in das Corium eingewanderten Zellen sich sehr bald in einer Schicht anordnet, welche innerhalb des noch einheitlichen, geschichteten Gewebes eine bestimmte, der Epidermis unmittelbar anliegende Lage abtrennt, so daß diese in ähnlicher Weise von einer epithelartigen Schicht begrenzt wird, wie sie an der inneren Grenze des gesamten Coriums im »Coriumepithel« besteht (07, Fig. 6 u. 8). Durch diese Zellenlage wird die erste Scheidung des Coriums in die späteren drei Lagen angedeutet, welche bei allen untersuchten Amphibienlarven, sowohl von Salamandriden (einschließlich Axolotl), wie von Anuren und Gymnophionen auftreten (vgl. z. B. Schuberg, 07, Fig. 14, 15, 18, 22). Zwischen jene Zellenlage, welche die Außenlage abgrenzt, und die größere Hauptmasse des Coriums, welche selbst zur Innenlage wird, schiebt sich die aus lockerem fibrillären Bindegewebe bestehende Mittellage ein, für deren genauere Beschreibung ich auf meine früheren Darstellungen, besonders vom Axolotl (03) und von *Bombinator*-Larven (07) verweisen kann. Ihre Zellen wandern wohl ebenfalls durch die innere Coriumlage herauf, da die Einwanderung in diese auch nach Abtrennung der äußeren Lage noch fortdauert und während des ganzen weiteren Wachstums anhält. Wie ich früher gezeigt habe, findet man in die innere Coriumlage von unten her eintretende Zellen noch bei Axolotln von 128 mm Länge (03, S. 237, Fig. 22 u. 26).

Zum großen Teil dienen diese allerdings auch zum weiteren Wachstum der inneren Coriumlage selbst, welche, nach dem soeben Ausgeführten, das Wachstum der Hauptmasse des einheitlichen Coriums fortsetzt. Auf eine sehr wichtige Erscheinung des Wachsens der Innenlage — und das gleiche gilt für alle geschichteten Teile des Coriums — habe ich schon früher aufmerksam gemacht; sie soll auch weiter unten nochmals besprochen werden. Es ist die Erscheinung, daß die Dicke der einzelnen Bündel, welche schichtenweise abwechseln, mit der Größe des Tieres zunimmt, woraus hervorgeht, daß das Wachsen nicht einfach durch eine Anlagerung neuer Bündel erfolgen kann, wie dies von manchen Seiten angegeben wurde, sondern daß die einzelnen Bündel selbst an Dicke zunehmen (vgl. unten S. 55). Während beispielsweise der Durchmesser eines »Bündels« bei einem Axolotl von 128 mm etwa 1,7 μ beträgt, wurde bei einem Tier von 220 mm 5 μ gemessen (03, S. 214). Damit soll natürlich nicht gesagt sein, daß eine Vermehrung der Zahl der Bündel überhaupt ganz unterbleibt.

Bei der Metamorphose der Larven erfolgt jedenfalls eine relativ stärkere Entwicklung des fibrillären Bindegewebes der mittleren Coriumlage, so daß diese die für die ausgebildeten Formen charakteristische kompaktere Beschaffenheit erlangt.

Die Entwicklung der elastischen Fasern, auf welche ich hier nicht näher eingehen will, beginnt erst ziemlich spät, wie meine Angaben für den Axolotl erweisen (03).

Nicht eingehen will ich auch auf die Entwicklung des Pigmentes, der glatten Muskeln der Anuren, der Nerven und Blutgefäße und der die letztgenannten Elemente einschließenden »perforierenden Stränge«. Von den Nerven will ich nur erwähnen, daß sie, wie bekannt, schon außerordentlich frühzeitig zu beobachten sind, insbesondere in Verbindung mit den Hautsinnesorganen. Von den Blutgefäßen möchte ich anführen, daß sie, gleichzeitig mit der Ausbildung der mittleren Coriumlage, durch die innere Lage hindurchzutreten beginnen. Die ersten Blutgefäße im Corium fand ich bei einer Axolotllarve von 56 mm Länge in der Gegend der Sinnesorgane der Seitenlinie; die mittlere Coriumlage und ebenso die großen Hautdrüsen fingen gerade an bemerkbar zu werden. Die Entwicklung der letztgenannten Elemente verdiente eine besondere Untersuchung.

Eine kurze Besprechung erfordert noch das Verhältnis der Entwicklung der Hautdrüsen zur Ausbildung der drei Lagen des Coriums. Wie oben (S. 19) erwähnt, hat zuerst C. Rabl (89, S. 51) angegeben, daß die »Hauptmasse der Cutis« »gleichzeitig mit der Ausbildung der Drüsen und vielleicht in Abhängigkeit davon von der basalen Fläche der Epidermis allmählich abgedrängt wird«, und mit ganz ähnlichen Worten sprach sich auch Maurer in gleichem Sinne aus (95, S. 135; s. oben S. 21); nur hatten beide Autoren die Anwesenheit und die Entstehung der äußeren Coriumlage noch übersehen. Ich selbst habe dann für Axolotl (03, S. 202), Salamander und Unke (07, S. 569 u. 574) gezeigt, daß sich das Corium gleichzeitig mit der Entwicklung der Drüsen in die drei Lagen differenziert und ferner erwähnt, daß die einheitliche Beschaffenheit des Coriums an manchen Körperstellen, vor allem auch an noch im Wachstum begriffenen, wie z. B. den Flossensäumen, bestehen bleibt. Ich habe aber ferner auf eine Eigentümlichkeit hingewiesen (07, S. 569), welche bis dahin anscheinend keine Beachtung gefunden hatte, nämlich daß die zuerst entstehenden großen Hautdrüsen der *Salamandra*-Larve, die Parotiden und die zwei dorsalen Längsreihen von Drüsen, die noch einheitliche Coriumanlage durchbrechen und so überhaupt nach innen vom Corium zu liegen kommen.

Digitized by Google

Das gleiche Verhältnis findet sich, wie ich hier hinzufügen kann, bei den Tritonen. Bei den Anuren dagegen bleiben, ebenso wie bei den Salamandriden die übrigen Drüsen, alle Drüsen nach außen von der Innenlage des Coriums, zwischen dieser und der Epidermis liegen. Diese Tatsache, welche nicht nur einen bemerkenswerten Unterschied zwischen Anuren und Salamandriden ergibt, ist auch insofern von Bedeutung, als sie zeigt, daß die Entwicklung der Drüsen und der mittleren Coriumlage zwar gleichzeitig erfolgen, daß jedoch die Anlage der Drüsen nicht als ein die Ausbildung der mittleren Coriumlage ursächlich bedingendes Moment betrachtet werden kann, wie es etwa nach den Worten und im Sinne RABLS vermutet werden könnte. Wenn ein Teil der Drüsen imstande ist, die Coriumanlage zu durchbrechen, dann ist wohl nicht wahrscheinlich, daß durch die andern das Corium rein mechanisch »von der Fläche der Epidermis allmählich abgedrängt wird«. Man könnte ferner auch daran denken, die Tatsache, daß beim Axolotl viele Drüsen die innere Coriumlage gar nicht erreichen, sondern sogar mit dieser durch ziemlich große »säulenförmige Züge« des Bindegewebes verbunden sind (03, Fig. 4), im gleichen Sinne zu verwerten. Indessen handelt es sich in diesem Falle vielleicht um später entwickelte Drüsen, so daß diese Tatsache weniger in Betracht kommen dürfte.

2. Entstehungsart der collagenen Elemente und Wachstum des Coriums.

Eine besondere Erörterung erfordert nun die Frage nach der Herkunft und Entstehungsart der collagenen Elemente des Coriums. Ich habe oben erwähnt, daß ich die Bildung der ersten, noch dünnen Coriumanlage den Ausläufern der aus dem Mesoderm stammenden Bindegewebszellen zuschreibe. Wie erfolgt nun aber das weitere Wachstum, vor allem die so erhebliche Dickenzunahme des Coriums, und auf welche Weise erreicht es die durch die Anordnung seiner collagenen Elemente gegebene, so charakteristische Struktur?

Wenngleich es außerhalb des Rahmens dieser Darstellung liegt, diese wichtigen Fragen ausreichend und abschließend zu beantworten, was wohl nur auf Grund einer endgültigen allgemeinen Lösung des Problems der Histogenese der collagenen Elemente geschehen kann, so glaube ich doch, daß gerade die Entwicklung des Coriums vielleicht mancherlei Erscheinungen zeigt, welche geeignet sind, in jenes interessante Gebiet wenigstens etwas hineinzuleuchten.

Während LEYDIG ganz allgemein davon gesprochen hatte, daß

Digitized by Google

»die homogenen Lagen« des Bindegewebes, »durch Zellabscheidung, nach Art der Cuticularbildungen« enständen (85, S. 122), ist nach C. Rabl (89, S. 50) die erste Coriumanlage, »die erste Fibrillenschicht der Cutis« das »Produkt der oberflächlichsten, dicht unter der Epidermis gelegenen Bindegewebszellen«, und die Mehrschichtigkeit der Cutis wird dadurch erreicht, »daß eine Lage von Bindegewebszellen nach der andern in Cutisgewebe sich umbildet«. Nach Maurer dagegen ist an der Bildung der ersten Anlage des Coriums das »Ectoderm«, d. h. die Epidermis beteiligt (95, S. 131), und die Dickenzunahme des Coriums kommt dadurch zustande, »daß an der Basis der Epidermis eine fortwährende Neubildung von Coriumsubstanz stattfindet, die, wenn man sie von Zellen ableitet, was wohl das einzig Verständliche ist, nur von den basalen Epidermiszellen gebildet sein kann« (l. c. S. 134). Trotz des diametralen Gegensatzes, der zwischen den Ansichten C. Rabls und Maurers besteht, haben sie etwas gemeinsam, nämlich die Vorstellung, daß die Entstehung der Schichtung durch eine successive Ablagerung neuer Schichten erfolge, durch eine Art von Apposition; der Unterschied besteht nur darin, daß Rabl die Apposition von der unter dem Corium ausgebreiteten Bindegewebsschicht, also aus dem Mesoderm, Maurer dagegen von der Epidermis, also dem Ectoderm, her zustande kommen läßt.

Beide Ansichten stehen mit den von mir beobachteten Tatsachen der Entwicklung des Coriums nicht im Einklang. Ich will zunächst die Frage der Beteiligung des Ectoderms an der Bildung des Coriums, die von Maurer in bejahendem Sinne beantwortet wurde, erörtern. Da ich hierauf schon kürzlich (07) genauer eingegangen bin, kann ich mich kurz fassen. Die Hauptbeweise für seine Ansicht erblickt Maurer darin, daß schon auf frühen Stadien »feinste Fortsätze der basalen Ectodermzellen in die homogene Coriumlamelle eindringen« (95, S. 131) und daß, wie er meint, eine Einwanderung von Epidermiszellen in das Corium stattfindet. Daß eine solche erfolge, schließt er aus dem Bestehen von Verbindungen zwischen Epidermis- und Bindegewebszellen. Ich habe demgegenüber gezeigt, daß die Angaben Maurers über solche Verbindungen auf einer unzutreffenden Deutung beruhen, und daß das, was er als solche deutet, dies gar nicht sind, daß vielmehr eine Verwechslung mit in dem lockeren Bindegewebe der mittleren Coriumlage aufsteigenden Bindegewebsbündeln vorliegt (07, S. 576 ff.). Ebenso habe ich schon früher gezeigt, daß für eine Einwanderung von Epithelzellen in das Bindegewebe von Maurer keinerlei stichhaltige Beweise gegeben werden, und daß ich selbst niemals etwas

Digitized by Google

gesehen habe, was in diesem Sinne gedeutet werden könnte (07, S. 584 ff.). Niemals habe ich weder bei Axolotl- noch bei andern Amphibienlarven Zellen gefunden, an welchen eine Einwanderung in das Corium in der Weise zu beobachten wäre, wie ich eine solche für die aus dem Coriumepithel aufsteigenden Zellen wohl einwandfrei nachweisen konnte. Daß schließlich die Tatsache des Bestehens der von mir nachgewiesenen feinen Verbindungsfädchen zwischen Epithel- und Bindegewebszellen nicht als Beweis für eine Einwanderung angesehen werden kann, habe ich ebenfalls schon früher betont und dürfte wohl ohne weiteres einleuchten. Mit genau dem gleichen Rechte könnte man aus ihrem Vorhandensein auf eine Einwanderung von Bindegewebszellen ins Epithel schließen: ein Schluß, den noch niemand gezogen hat und wohl auch niemand ziehen wird.

Daß die Anlagerung des Coriums an die Epidermis für sich allein nicht dazu berechtigt, das erstere als Abscheidung der letzteren aufzufassen, ist wohl einleuchtend, schon aus dem Grunde, weil die spätere innere Coriumlage, welche im wesentlichen den gleichen Schichtenbau besitzt, wie das einheitliche Corium früher Stadien, noch recht erheblich weiter wächst, obwohl sie von der Epidermis durch die oft mächtig entwickelte mittlere und die äußere Lage getrennt ist.

Damit dürfte wohl gezeigt sein, daß die Gründe, welche von Maurer für eine Beteiligung der Epidermis am Aufbau des Coriums früher Stadien beigebracht wurden, nicht in diesem Sinne verwertet werden können.

Aus alledem geht aber ferner hervor, daß die Entwicklung des Coriums keinerlei Tatsachen zeigt, aus welchen ein Schluß gegen die »Specifität der Keimblätter« gezogen werden könnte[1].

Aber auch mit der Ansicht Rabls, wonach das Wachstum des Coriums durch eine Art von Appositionsprozeß, durch Anlagerung neuer »Schichten« von innen her, erfolgt, bin ich nicht einverstanden. Ein solches Wachstum ist meiner Meinung nach ausgeschlossen.

Schon bei ziemlich jungen Larven läßt das Corium im Flächenbild die kreuzstreifige, oder, wie sich O. Schultze (05) nicht unzutreffend ausdrückt, die »strohmattenartige« Zeichnung deutlich erkennen, welche die erste Andeutung der späteren Anordnung der Binde-

[1] Ich möchte beifügen, daß ich bis jetzt auch keine Beobachtung gemacht habe, welche für eine Einwanderung von Zellen der Epidermis zur Beteiligung am Aufbau von Skeletelementen oder andern Organen zu sprechen scheinen.

gewebsbündel darstellt, und das gleiche ist bei etwas älteren Larven an solchen Körperstellen der Fall, wo das Corium noch ziemlich dünn ist, wie z. B. an den noch im Wachstum befindlichen Kanten und dem hinteren Ende der Flossensäume. Die Untersuchung auf Schnitten, welche das Corium senkrecht durchschneiden, zeigt ebenfalls, daß zwar die fibrilläre Schichtung, welche als eine zur Hautoberfläche parallele Streifung erscheint, schon vorhanden ist, aber ohne daß das Corium schon ganze Zellen oder auch nur horizontal sich ausbreitende Ausläufer von solchen enthielte. Da auf entsprechenden, mit Dahlia gefärbten Präparaten die senkrecht durch das Corium aufsteigenden und mit den Epidermiszellen verbundenen Fortsätze der Coriumepithelzellen scharf und deutlich gefärbt sind, so dürfte die Annahme, als ob etwa vorhandene horizontale Ausläufer ungefärbt und deshalb unsichtbar geblieben seien, auszuschließen sein. Man darf wohl mit Sicherheit behaupten, daß nicht nur kernhaltige Zellen, sondern auch horizontale Ausläufer von solchen dem Corium anfänglich fehlen (vgl. z. B. SCHUBERG 07, Fig. 9 und 19). Da aber die Schichtung trotzdem schon vorhanden ist, so muß man schließen, daß diese nicht auf einer successiven Umbildung immer neuer Zellschichten des Bindegewebes beruhen kann — im Sinne RABLS —, daß nicht jeder Schicht eine bestimmte Zellenlage entspricht. Das gleiche beweist ferner das Verhalten des Coriums auf solchen Stadien, wo es schon horizontale, zur Hautoberfläche parallele Fortsätze der Bindegewebszellen einschließt. Denn die vergleichende Untersuchung von Dahliapräparaten, welche die Zellenausläufer zeigen, von Mallorypräparaten, welche die fibrilläre Schichtung zur Anschauung bringen, und schließlich von solchen, welche beides zusammen erkennen lassen — die vergleichende Untersuchung dieser verschiedenen Präparate lehrt, daß die Zahl der übereinander geschichteten Zellfortsätze geringer ist, als die Zahl der erkennbaren Schichten der collagenen Substanz, ganz abgesehen davon, daß auch in diesen Stadien ganze, kernhaltige Zellen dem Corium noch fehlen[1].

Vergleicht man schließlich diese jüngeren Stadien des Coriums untereinander sowie mit dem Corium älterer Larven, so erhält man unverkennbar den Eindruck, daß die Schichtung der collagenen Substanz anfangs viel feiner ist als später, und daß die einzelnen, die Schichtung bedingenden Bindegewebsbündel im Laufe der weiteren Entwicklung dicker und stärker werden. Für die gleichgebaute Innenlage des

[1] Vgl. z. B. SCHUBERG (07) Fig. 3, 5, 8, in welchen die Schichten angedeutet sind, sowie Fig. 17 u. 18 u. a. m. (auch in 03).

Digitized by Google

Coriums größerer Tiere habe ich diese Dickenzunahme der einzelnen Bündel, wie oben erwähnt, durch Messung direkt bewiesen (03, S. 214). Das gleiche ist der Fall mit den schon frühzeitig erkennbaren, das Corium senkrecht durchsetzenden, aufsteigenden Bündeln. Und da diese in der Regel ziemlich isoliert, meist einzeln verlaufen, so sind sie zur Untersuchung ihrer allmählichen Dickenzunahme noch geeigneter, als die in alternierend gekreuzten Lagen übereinander geschichteten horizontalen Bündel. An ihnen kann man ziemlich leicht und unwiderleglich feststellen, daß jedes einzelne »Bündel« im Laufe der Entwicklung eine Dickenzunahme erfahren muß, genau ebenso wie die die Schwanzflosse des Axolotls und andrer Amphibienlarven in querer Richtung durchsetzenden Bindegewebsbündel (»Fasern«), auf deren Entwicklung ich an anderm Orte zurückzukommen gedenke.

Diese Tatsachen beweisen, daß die Dickenzunahme des Coriums nicht durch eine einfache appositionelle Anlagerung neuer Schichten erfolgen kann, sondern daß sie mit einem Dickenwachstum der einzelnen Bündel verbunden ist, daß also das Corium als solches ein in manchem Sinne dem Intussusceptionswachstum vergleichbares inneres Wachstum besitzt. Auf welche Weise hierbei die einzelnen Bindegewebsbündel oder Schichten an Dicke zunehmen, ist eine Frage, die für sich beantwortet werden muß, und es erscheint mir nicht nur nicht ausgeschlossen, sondern sogar wahrscheinlich, daß bei deren Wachstum tatsächlich eine »Apposition« in Frage kommt. Ich bin nun allerdings der Meinung, daß dieses Wachstum nicht auf einem selbständigen Lebensvorgange der collagenen Elemente selbst beruht, daß es kein autonomes ist, sondern daß es der Tätigkeit und Umbildung lebenden, in Zellen organisierten Protoplasmas seinen Ursprung verdankt. Obwohl ich, wie schon früher erwähnt, nicht beabsichtige, hier auf die Histogenese des collagenen Bindegewebes genauer einzugehen, sehe ich mich zu dieser ausdrücklichen Stellungnahme veranlaßt, um schon von vornherein mich dagegen zu verwahren, daß meine Meinung etwa im Sinne der im Laufe des letzten Jahrzehnts von mehreren Seiten verfochtenen Theorie von der Lebendigkeit der Intercellularsubstanzen verwertet werden könnte. Von Hansen (04), Schaffer (05), Studnička (03) und ganz neuerdings von M. Heidenhain (07, S. 34 ff.) wird die Ansicht vertreten, daß die Intercellularsubstanzen eine mehr oder weniger große Selbständigkeit des Stoffwechsels und des Wachstums besitzen, und daß sie somit nicht als tot, sondern als lebendig zu betrachten seien. Als Hauptbeweis wird die Genese des Knorpelgewebes verschiedener

Digitized by Google

Tierformen benutzt. Hierauf einzugehen ist an dieser Stelle natürlich unmöglich; indessen möchte ich betonen, daß ich die von den genannten Autoren vorgebrachten Gründe nicht als zwingend betrachten kann. Ich halte es vor allem für wahrscheinlich, daß in den noch wachsenden Teilen des Knorpelgewebes mehr lebendes Protoplasma vorhanden ist, als von jenen Autoren angenommen zu werden scheint. Für das Corium ist zweifellos, daß es, wenn auch nicht von Anfang an, so doch ziemlich früzeitig, eine recht erhebliche Menge echten Protoplasmas in Form von Zellkörpern und Zellausläufern enthält[1]. Meine eignen Untersuchungen über Zellverbindungen (03 und 07) haben gezeigt, daß dies tatsächlich der Fall ist, auch in solchen Stadien, wo dies bis dahin noch vermißt wurde, vor allem auch in jenen, wo das erst zarte und dünne Corium noch keine ganzen Zellen einschließt (07, Fig. 2—7; 11—13). Jedenfalls ist Protoplasma im Corium in solcher Menge und in derartiger Verteilung vorhanden, daß in dieser Hinsicht keine Schwierigkeit besteht, sich ein späteres Wachstum der collagenen Substanz auf seine Kosten vorzustellen, und daß vor allem nichts dazu zwingt, aus dem Mangel lebenden, zelligen Protoplasmas auf ein autonomes Wachstum der Intercellularsubstanz zu schließen. Es kommt hinzu, daß das im Corium vorhandene Protoplasma durch die Zuwanderung von innen her, wie ich sie oben nachgewiesen habe, eine andauernde Vermehrung erfährt, so daß also selbst dann, wenn es selbst nicht zu wachsen imstande sein sollte, das Material zu weiterer Erzeugung collagener Substanz aus Protoplasma nicht ausgehen würde. Ich möchte diesen Punkt aus dem Grunde nicht unerwähnt lassen, weil ich im geschichteten Gewebe des Coriums bis jetzt noch niemals Mitosen gefunden habe, auch dann nicht, wenn sie in der Epidermis und im »Coriumepithel« nicht selten waren. Es ist daher immerhin möglich, daß die Vermehrung des im geschichteten Corium vorhandenen Protoplasmas nicht oder wenigstens nur in geringerem Maße durch Teilung und Wachstum der dort vorhandenen Zellen, sondern durch Zufuhr vom Coriumepithel aus erfolgt.

Auf welche Weise nun die collagene Substanz vom Protoplasma gebildet wird, soll hier nicht weiter untersucht werden; wie ich schon oben erwähnte, halte ich das geschichtete Corium zur Entscheidung

[1] Es ist mir bei dieser Gelegenheit leider nicht möglich, die Frage ganz allgemein zu behandeln; ich kann daher auch nicht erörtern, ob nicht vielleicht die Chordascheide niederer Fische, welche nach v. Ebner (96) ganz frei von Protoplasma ist, vielleicht doch feine Zellausläufer, ähnlich wie das Corium, enthalten könnte.

dieser histogenetischen Frage für nicht sehr günstig, und ich will deshalb hier nicht näher darauf eingehen. Nur einen Punkt möchte ich noch berühren, der zwar auch das Problem der Histogenese berührt, aber doch auch wieder unabhängig davon besprochen werden kann.

Ich habe schon bei andrer Gelegenheit die Ansicht ausgesprochen (07, S. 563), daß »die collagenen Fibrillen durch Umbildung des Protoplasmas der Bindegewebszellen gebildet werden, nicht durch Differenzierung der Grundsubstanz des Bindegewebes, und daß sie ferner nicht als intracelluläre Fibrillen entstehen, wie z. B. FLEMMING nachgewiesen zu haben glaubte, sondern, je nach dem Orte der Entstehung, aus größeren membran- oder zweigartigen Zellenteilen, deren fibrillärer Zerfall, schon während der Entstehung selbst, durch bestimmte im wachsenden Organismus vorhandene Zug- und Druckwirkungen mechanisch bedingt wird«. Wie ich oben schon erwähnt habe, erscheint die erste Anlage des Coriums als eine Membran, gerade so wie die zarte Außenlage des Coriums erwachsener Axolotl (SCHUBERG, 03, S. 224). Die schon frühzeitig auftretende Kreuzstreifung ist zunächst nur der Ausdruck einer entsprechenden Struktur, und erst später kann man von einzelnen, in gekreuzter Richtung angeordneten, stellenweise durch Zwischenräume voneinander getrennten Bündeln reden[1]. Die Zerfaserung in einzelne Bündel muß nun, wie ich glaube, ebenso wie die Anordnung der Struktur, welcher sie folgt, eine mechanisch bedingte sein; sie ist der Ausdruck einer funktionellen Selbstdifferenzierung, in ähnlichem Sinne, wie dies auch schon ROUX und v. EBNER ausgesprochen haben. Diese Ansicht wird gestützt durch die merkwürdige Übereinstimmung zahlreicher Objekte, auf welche bis jetzt nur BIEDERMANN hingewiesen hat (03).

Untersucht man die Richtungen der einander überkreuzenden Bündel am Rumpfe, oder noch besser am Schwanze von Amphibienlarven, so sieht man, daß beide Richtungen miteinander ungefähr einen rechten und mit der Längsachse des Tieres einen Winkel von etwa 45° bilden. Die Größe der Winkel ist nicht ganz genau und nur schätzungsweise bestimmt, jedenfalls aber ist damit der Verlauf der Bündel annähernd beschrieben.

[1] Ich habe, wie oben (S. 26) erwähnt, am Corium des ausgebildeten Axolotl, besonders an der gleich gebauten Innenlage, nachgewiesen, daß es sich nicht um völlig selbständige, frei endigende Bündel handelt, sondern daß jedes Bündel durch die Vereinigung der zerteilten Enden andrer Bündel zustande kommt, in dem schon von HYRTL geäußerten Sinne, daß »das gesamte Bindegewebe des Körpers als ein kontinuierliches Gerüst aufzufassen ist (03, S. 210 u. 213).

Digitized by Google

Einen ähnlichen Verlauf von einander überkreuzenden Bündeln hat v. EBNER (96) für die Chordascheide von *Myxine*, *Petromyzon* und *Acipenser* beschrieben; die Verhältnisse sind dort nur insofern verschieden, als die Bündel auch innerhalb der gleichen Schicht in bestimmten nahtartigen Linien wellenartig umbiegen, um einen die vorherige Richtung kreuzenden Verlauf zu nehmen; jedenfalls aber verlaufen alle Bündel, mit Ausnahme der kurzen Umbiegungsstellen an den »Nähten«, schräg zur Längsachse der Chorda, und alle von innen nach außen aufeinander folgenden Bündel in gekreuzter Richtung.

Genau die gleiche Verlaufsrichtung besitzen einige Schichten der so kompliziert gebauten Cuticula mancher Nematoden, wie schon lange bekannt ist, so z. B. bei *Ascaris lumbricoides* die als »äußere, mittlere und innere Faserschicht« bezeichneten Lagen[1], welche gleichfalls in zur Längsachse des Tieres diagonaler Richtung einander überkreuzen.

Von der einfacher gebauten Cuticula der Chaetopoden ist schon lange bekannt, daß sie derartige einander überkreuzende »Linien« erkennen läßt. Sie wurden früher bald als der Ausdruck besonderer Skulpturen, bald als besondere »Fasern« gedeutet, beruhen aber in Wahrheit auf der besonderen Anordnung der alveolären Struktur der Cuticula, wie zuerst BÜTSCHLI (92, S. 89) für die Cuticula von *Branchiobdella* und SUKATSCHOFF für jene von *Lumbricus* (99, S. 381) nachwiesen. Daß die kreuzstreifige Struktur der Cuticula bei Oligochaeten wie Polychaeten sehr verbreitet und wahrscheinlich eine allgemeine ist, zeigt die Zusammenstellung der in der Literatur verzeichneten Fälle, welche schon EISIG (87, S. 318) gegeben hat.

Daß in der Cuticula von Insekten gekreuzte Strukturen vorkommen, ist erst neuerdings von BIEDERMANN (03) wieder erwähnt und genauer ausgeführt worden.

Schließlich ist zu erwähnen, daß BÜTSCHLI (98) an der Hornachse von *Gorgonella* (S. 335) und BÜTSCHLI (S. 336) sowie SUKATSCHOFF (99, S. 378) an den Hornfasern von *Hircinia* spiralige Kreuzstreifungen nachwiesen, wie sie für viele Pflanzenfasern, besonders Bastfasern, seit lange bekannt sind. Für alle die letztgenannten Objekte hat BÜTSCHLI, für die Hornfasern von *Hircinia* auch SUKATSCHOFF, gezeigt, daß die Spiralstreifung ebenfalls durch die besondere Anordnungsweise und eine gewisse Umbildung alveolärer Strukturen zustande kommt l. c.).

---

[1] Vgl. hierzu z. B. die auf meine Veranlassung und unter meiner Leitung entstandene Arbeit von VAN BÖMMEL (94, Taf. XI, Fig. 3).

Bütschli hat aber außerdem den Nachweis erbracht, daß es möglich ist, an wabig gebauten Substanzen unter gewissen Bedingungen gekreuzte Spiralstreifungen herzustellen, und daß diese mit jenen, welche an den in Tieren oder Pflanzen gebildeten Elementen beobachtet wurden, in weitgehendem Maße übereinstimmen. Solche gekreuzte Spiralstreifungen wurden namentlich an gedehnten Fäden von Gelatine, Gummi arabicum, Collodium duplex und geschmolzenem Kanadabalsam erzeugt (98, S. 191). Es konnte ferner gezeigt werden, daß die Kreuzstreifung bei Anwendung von Zug auf ein regelmäßiges Wabenwerk stets auftreten muß. Bütschli benutzte zu diesem Nachweis in einer Ebene oder in einer Cylinderfläche angeordnete regelmäßige Sechsecke, als welche der Durchschnitt eines regelmäßigen Alveolenwerkes erscheint, und zeigte, daß, bei Dehnung des einen und Verkürzung der beiden andern Seitenpaare der Sechsecke bestimmte, aus ungleichen Seitenpaaren gebildete Linien stärker hervortreten, so daß das Bild einer Kreuzstreifung entsteht.

Es ist nun schon von v. Ebner (97, S. 514) der Gedanke ausgesprochen und weiter begründet worden, daß »die leimgebenden Bindegewebsfibrillen aus leimgebender Substanz, welche zunächst als nicht fibrilläre, colloidale Masse von den Zellen gebildet wird, unter dem Einflusse orientierter Zug- oder Druckspannung zu bestimmt geordneten Fibrillen wird[1]. Wie wir mit Roux bei aller Entwicklung die Momente der Selbstdifferenzierung und der Korrelation auseinander zu halten haben, so können wir auch hier an ein Ineinandergreifen dieses doppelten elementaren Geschehens denken, indem zwar wohl die Bildung der leimgebenden Substanz, nicht aber ihre fibrilläre Ausscheidung als eine rein celluläre, von den inneren Bildungskräften des Protoplasmas ausgehende Erscheinung wäre.«

Gegen diese Anschauung hat sich Biedermann in dem Sinne ausgesprochen, daß gerade für die erste Entwicklung der Bindegewebszellen »die inneren Bildungskräfte des Protoplasmas nicht wohl entbehrt werden können. Die mechanischen Einwirkungen mögen als auslösende Reize eine Rolle spielen und für die Wachstumsrichtung der Fibrillen maßgebend sein, die Differenzierung derselben aber aus dem Plasma oder einem homogenen Plasmaprodukt ist er geneigt, für einen vitalen Vorgang zu halten« (03, S. 474). Und in gleicher Weise hält es Biedermann »bis auf weiteres für das Wahrscheinlichste, daß die einzelnen Chitinschichten [der Cuticula der Arthropoden] mit allen

[1] Muß wohl heißen »werden«?

Digitized by Google

ihren Eigentümlichkeiten entweder unmittelbar aus dem Plasma der Chitinogenzellen sich differenzieren, oder daß dasselbe in einer zunächst homogenen Substanz geschieht, die dann aber ihrerseits notwendig als ein zunächst noch lebendiges Differenzierungs- oder, wenn man will, Absonderungsprodukt der Bildungszellen anzusehen wäre« (S. 478). BIEDERMANN vermag sich »nicht vorzustellen, wie es durch Zug- oder Druckkräfte irgendwelcher Art möglich sein sollte, eine so absolut regelmäßige Abwechslung des Faserverlaufes in benachbarten Schichten zu erzeugen, ganz abgesehen von der womöglich noch größeren Schwierigkeit, die in einzelnen Fällen vorhandene komplizierte Struktur der einzelnen Fibrillen grob mechanisch zu deuten«.

Nun hat BÜTSCHLI aber, wie oben erwähnt, gezeigt, daß es tatsächlich möglich ist, an wabig gebauten colloidalen Substanzen außerhalb des Organismus, auf experimentellem Wege kreuzstreifige Strukturen zu erzeugen; für diese hält er es allerdings für wahrscheinlich, daß die Kreuzstreifung durch der nämlichen Schicht, und nicht aufeinander folgenden Schichten angehörende Strukturen erzeugt wird. BIEDERMANN hat darin einen der Gründe gefunden, durch welche für ihn die Analogie der natürlich vorkommenden und der künstlich erzeugten Kreuzstreifung »sofort alle Anschaulichkeit verliert« (S. 468), und welche ihn abhalten, den Versuchen BÜTSCHLIS, ebenso wie den früheren Experimenten v. EBNERS über die Erzeugung fibrillärer Strukturen in colloidalen Substanzen, für die Entscheidung der vorliegenden Probleme eine Beweiskraft einzuräumen.

Demgegenüber ist es wohl von Interesse, daß das Corium der Amphibien, wie ich oben mehrfach betont habe, auf seinen jüngsten Stadien, und ebenso die feine Außenlage des Coriums als zusammenhängende, kreuzstreifige Membranen erscheinen. Die Streifung ist zuerst so fein, daß es schwer zu entscheiden ist, ob sie in mehreren Schichten angeordnet ist oder nicht, wenn aber auch dies letztere der Fall sein sollte, so gehört sie jedenfalls einer zusammenhängenden Membran an, als Ausdruck einer bestimmten Struktur, von welcher ich vermute, daß sie im gleichen Maße eine alveoläre ist, wie jene der Cuticula von *Branchiobdella* und *Lumbricus* (BÜTSCHLI 92, SUKATSCHOFF 99). Der fibrilläre Zerfall tritt erst später auf[1]. Wie BÜTSCHLI gezeigt

[1] Nach LAGUESSE (03) entstehen die collagenen Fibrillen der Milzkapsel bei *Acanthias* ebenfalls aus einer zusammenhängenden Membran. Da ich seine Arbeit leider nur aus Referaten kenne, vermag ich mir kein sicheres Urteil darüber zu bilden, wie weit seine Ansichten und Beobachtungen mit den meinigen übereinstimmen.

hat, werden bei der Dehnung eines Wabenwerkes in bestimmter Richtung zur Zugrichtung liegende Teile dünner, und man kann sich wohl vorstellen, daß bei fortgesetzter gleicher mechanischer Wirkung ein fibrillärer Zerfall eintreten kann. Der fibrilläre Zerfall wäre in diesem Sinne also nur das Ergebnis der Fortdauer der gleichen mechanischen Bedingungen, welche schon die kreuzstreifige Struktur erzeugten.

Was nun das Abwechseln der Fibrillen in alternierenden Schichten betrifft, so ist die darin erblickte Schwierigkeit, wie ich glaube, vielleicht doch geringer, als es auf den ersten Blick erscheinen möchte. Denn beim Corium der Amphibien wenigstens handelt es sich gar nicht um streng getrennte einzelne Schichten. Wie ich für die Innenlage des Axolotls schon früher, zum Teil in Übereinstimmung mit andern Autoren, ausgeführt habe, gibt es überhaupt keine getrennten Fibrillenbündel, sondern jedes Fibrillenbündel entsteht aus den zerteilten Enden andrer Bündel, so daß alle zusammen ein Maschenwerk darstellen (03, S. 212); und dies gilt nicht nur für die Bündel der »gleichen Schicht«, sondern ebenso für die von innen nach außen aufeinander folgenden Schichten. »Das Corium [der Amphibien] besteht weder aus in ihrer Verlaufsrichtung alternierenden Lagen von Bündeln, noch aus einander filzartig durchflechtenden Bündeln, wie es für das Corium der Säugetiere und des Menschen vielfach angegeben wird, sondern es hat einen netzartigen oder, noch richtiger gesagt, einen schwammartigen Bau, wobei jedoch die Maschenräume zum Teil durch in andrer Richtung verlaufende Netzbalken durchzogen werden, die aber alle untereinander in Verbindung stehen, und wozu ... auch die das Corium senkrecht zu dessen Oberfläche durchsetzenden Bündel beitragen« (03, S. 213). Die Maschen dieses rhombischen Maschenwerkes sind allerdings sehr spitzwinkelig.

Ich bin nun der Meinung, daß gerade so, wie bei Dehnung eines ebenen, aus regulären Secksecken bestehenden Maschenwerkes, unter Verlängerung bzw. Verkürzung bestimmter Seitenpaare, eine scheinbar aus einzelnen Rhomben zusammengesetzte Kreuzstreifung zustande kommt, bei bestimmter mechanischer Inanspruchnahme eines aus mehreren Schichten regulärer Alveolen angeordneten Wabenwerkes in entsprechender Weise bestimmte Flächen gedehnt, andre dagegen verkürzt werden, und daß schließlich ein seinem Charakter nach ebenfalls im wesentlichen rhombisches körperliches Maschenwerk zustande kommen muß. Ich muß einer mechanisch und mathematisch geübteren Kraft überlassen, diese Ansicht, die ich nur

Digitized by Google

per analogiam aufstelle, genauer zu begründen. Ist sie, wie ich glaube hoffen zu dürfen, richtig, dann wäre der oben erwähnte Einwand BIEDERMANNS behoben; denn dann wäre, da das Corium (bzw. die Innenlage) einen seinem wesentlichen Charakter nach sehr spitzwinkelig-rhombisch-maschigen Bau besitzt, gezeigt, daß der gekreuztfaserige Bau des Coriums rein mechanisch aus einer mehrschichtig alveolären Membran in analoger Weise entstehen könnte, wie nach den Ausführungen BÜTSCHLIS eine Kreuzstreifung aus in einer Fläche angeordneten regulären Sechsecken, bzw. bei einer einschichtigen Wabenlage, zustande kommt. In gleicher Weise, wie, nach meiner oben geäußerten Vermutung, aus der flächenhaften Kreuzstreifung bei weiterer Fortdauer der gleichen äußeren mechanischen Einwirkung ein fibrillärer Zerfall eintritt, würde ein solcher auch hier die schließliche Folge der Dehnung sein. Die räumliche Anordnung der Fibrillen würde dann mit jener des geschichteten Coriums grundsätzlich übereinstimmen.

Ich verkenne durchaus nicht, daß diese Vorstellung weiterer Begründung bedarf. Zunächst ist noch der tatsächliche Nachweis zu erbringen, daß die erste membranartige Anlage des Coriums einen alveolären Bau besitzt, was ich indessen für sehr wahrscheinlich halte. Man muß ferner wohl annehmen, daß die präcolloidale oder colloidale Substanz des Coriums im Augenblick ihrer Bildung noch den Charakter eines, wenn auch sehr zähflüssigen Schaumes besitzt. Diese Annahme hat allerdings mancherlei für sich. Wäre die Substanz starr, so müßten bei Dehnung des Wabenwerkes die hierdurch verlängerten Seiten, bzw. Flächen der Alveolen schließlich durchreißen, während dies bei der Entstehung isolierter Fasern nach der vorgetragenen Auffassung umgekehrt mit den kürzeren, zur Dehnungsrichtung quer stehenden Seiten der Fall sein muß. Bei zähflüssiger Beschaffenheit der colloidalen Substanz nun würde durch die Dehnung zunächst eine gewisse Umordnung des Wabenwerkes hervorgerufen werden, in ähnlicher Weise wie sie BÜTSCHLI (92, S. 32, Taf. III, Fig. 7*a* und *b*) bei in Stränge ausgezogenen, sehr zähen Schäumen wirklich erzeugt hat. Nach seinen Abbildungen scheint es, als ob hierbei eine Veränderung in der Verteilung der die Alveolenwände bildenden Substanz eintritt, in dem Sinne, daß die in der Richtung der Dehnung liegenden Wände verdickt, die quergerichteten dagegen verdünnt werden, so daß also ein Abfließen der Alveolarsubstanz in der Dehnungsrichtung stattfände. Etwas ähnliches müßte auch bei der vermuteten Bildungsweise der präcolloidalen Substanz des Coriums stattfinden. Sobald diese dann während oder unmittelbar nach ihrer Bildung erstarrte, so würden bei Fortdauer der

Digitized by Google

gleichen Bedingungen tatsächlich die kürzeren und dünner gewordenen Querwände eine geringere Widerstandsfähigkeit gegen eine Dehnung besitzen, als die längs- bzw. schräg zur Dehnungsrichtung gerichteten, und durch ihr Durchreißen würde die fibrilläre Struktur zustande kommen können.

Die Vorstellung, daß die colloidale Substanz des Coriums im Augenblick der Bildung noch zähflüssig ist, ist von der Art und Weise, wie man sie sich entstanden denken muß, bis zu einem gewissen Grade unabhängig und sowohl dann möglich, ja wahrscheinlich, wenn sie durch Umbildung, wie wenn sie durch Abscheidung des Protoplasmas erfolgt; ja sie wäre sogar mit der Annahme einer extracellulären Entstehung vereinbar. Aus diesem Grunde würde die vorgetragene Auffassung auch für die Beurteilung entsprechender Strukturen in cuticularen Substanzen Geltung haben, und ich glaube, daß die Kreuzstreifung, welche nach der oben gegebenen Zusammenstellung, bei fibrillärem Bindegewebe wie bei cuticularen Bildungen, und in gleicher Weise bei den den letzteren wahrscheinlich verwandten Hornfasern von Spongien auftritt, auf einer Übereinstimmung in der während der Bildung vorhandenen physikalischen Beschaffenheit der betreffenden Substanzen, sowie in der Einwirkung ähnlicher mechanischer Bedingungen beruht. Wie weit dabei der Bau und die Bildung des fibrillären Bindegewebes mit Cuticularsubstanzen übereinstimmen (etwa im Sinne der alten Anschauungen Leydigs), wie weit es sich um Umbildung von Protoplasma oder um Abscheidung eines Secretes handelt, dürfte, wie schon oben bemerkt, dabei als nebensächlich betrachtet werden können. Daß »Secrete« im Augenblick der Abscheidung flüssig, wenigstens zähflüssig sind, stimmt mit den allgemein verbreiteten Anschauungen überein; die gleiche Beschaffenheit der in Bildung begriffenen betreffenden Substanzen ist aber auch wahrscheinlich bei Annahme einer Entstehung durch Umbildung von Protoplasma, das nach der Ansicht von Bütschli, dem ich mich durchaus anschließe, die Beschaffenheit eines zähflüssigen Schaumes besitzt.

Es bedarf schließlich noch genauerer Untersuchung, ob und in welcher Weise die Anordnung der ersten, durch Zerfaserung der primären Coriummembran entstandenen Fibrillenbündel bei weiterem Wachstum des Coriums etwa verändert wird. Daß eine gewisse Veränderung stattfindet, scheint mir schon die Ausbildung der senkrecht aufsteigenden Bündel zu lehren, deren Entstehung ja durch die von mir vorgetragene Hypothese nicht erklärt würde. Nun darf aber nicht vergessen werden, daß das wachsende Corium von einer nicht

geringen Anzahl senkrecht aufsteigender, mitunter ziemlich kräftiger Protoplasmafortsätze durchsetzt wird. Die Vermutung indessen, daß die letzteren an der Bildung der aufsteigenden Bindegewebsbündel beteiligt sein dürften, ist vielleicht schon aus dem Grunde nicht unberechtigt, weil sie diesen vielfach direkt und unmittelbar anliegen (vgl. z. B. SCHUBERG 03, Fig. 25).

Ferner aber darf nicht außer acht gelassen werden, daß nach dem ersten fibrillären Zerfall der primären Coriummembran, vielleicht sogar in unmittelbarem Anschluß an ihn, die oben nachgewiesene Einwanderung von Zellfortsätzen und dann von ganzen Zellen in das Corium erfolgt. Es ist wohl nicht ungereimt, anzunehmen, daß diese Einwanderung den durch den Zerfall gebildeten Spalten- und Lückenräumen folgt, und es ist nicht undenkbar, daß, sobald das diese Räume erfüllende Protoplasma neue collagene Substanz erzeugt, diese in einer Weise angeordnet werden könnte, durch welche die ursprüngliche, einfach rhombisch-maschige Anordnung irgendwie verändert wird. — Es bedürfte einer besonderen Erörterung, ob nicht gerade hierbei ähnliche Bedingungen geschaffen werden könnten, wie sie nach den Ausführungen GEBHARDTS bei der Entstehung der Knochenstrukturen wirksam sind. Daß derartige Bedingungen auch bei der Bildung der collagenen Bindegewebsfibrillen in Betracht kommen könnten, erscheint auch v. EBNER nicht unwahrscheinlich, der neuerdings, trotz der Einwände BIEDERMANNS, abermals für die Entstehung fibrillärer Strukturen unter der Einwirkung orientierter Spannungen eingetreten ist (06, S. 336).

Wie ich oben schon bemerkte, bedarf die vorgetragene Anschauung über die Entstehung des Baues des Coriums wie der verwandten Cuticularstrukturen wohl in mancher Hinsicht noch weiterer Begründung. Immerhin aber glaube ich, daß durch sie doch gezeigt ist, in welcher Richtung es vielleicht möglich ist, sich vorzustellen, daß zwar die Bildung der leimgebenden (und ebenso der cuticularen) Substanz — im Sinne v. EBNERS — »eine rein celluläre, von den inneren Bildungskräften des Protoplasmas ausgehende Erscheinung« ist, während dagegen der fibrilläre Zerfall der von den Zellen zunächst als nicht fibrilläre, colloidale Masse gebildeten Substanz unter dem Einfluß orientierter Zug- oder Druckspannung, also auf »grob mechanischem« Wege, zustande komme. »Die Differenzierung der Fibrillen aus dem Plasma oder einem homogenen Plasmaprodukt« brauchte also auch nicht, im Sinne BIEDERMANNS, für einen vitalen Vorgang gehalten zu werden.

Eine besondere Frage ist es, welchen Ursprunges die bei der Bildung der Fibrillen wirksamen orientierten Zug- oder Druckspannungen sind.

Digitized by Google

Man darf wohl als zweifellos annehmen, daß der in wachsenden Organismen vorhandene »Turgor« hierbei eine wesentliche Rolle spielen wird, den ich überhaupt, ähnlich wie SCHAPER (02, vgl. z. B. S. 396), für einen sehr wesentlichen Faktor bei der Gestaltung des werdenden Organismus halte. Ob er für sich allein genügen kann, um das Zustandekommen einer »orientierten Zug- oder Druckspannung« zu erklären, vermag ich selbst nicht zu entscheiden. Möglicherweise muß man daran denken, daß Ungleichmäßigkeit des Wachstums in verschiedenen Richtungen, vielleicht auch die Ausbildung axialer Skeletorgane (Chorda) oder die frühzeitige Entwicklung und Aktivitätsmöglichkeit längsgerichteter Muskulatur von Bedeutung sein könnten. Für letzteres Moment würde namentlich die Analogie der bindegewebigen und cuticularen Strukturen bei Amphibienlarven, Chaetopoden und Nematoden sprechen, bei welchen die Längsmuskulatur überwiegt, oder, wie bei den Nematoden, ausschließlich vorhanden ist. Gegen eine Bedeutung derartiger Momente kann allerdings anderseits die Ausbildung ähnlicher Strukturen bei Insekten geltend gemacht werden, deren Chitincuticula sehr frühzeitig erhärtet und bei welchen jene Momente wohl weniger in Frage kommen können. Jedenfalls ist dies ein Punkt, welcher eine besondere Untersuchung, vorwiegend mechanischer Natur, erforderlich machen dürfte.

Heidelberg, den 15. Oktober 1907.

Literaturverzeichnis [1].

1840. ASCHERSON, Die Hautdrüsen der Frösche. In: MÜLLERS Arch. f. Anat. u. Physiol. 1840.

1891. D. BARFURTH, Zur Regeneration der Gewebe. In: Arch. mikrosk. Anat. Bd. XXXVII.

1898. E. BETHGE, Das Blutgefäßsystem von Salamandra maculata, Triton taeniatus und Spelerpes fuscus usw. In: Diese Zeitschrift. Bd. LXIII.

1903. *W. BIEDERMANN, Geformte Sekrete. In: Zeitschr. f. allg. Physiol. Bd. II.

1866. H. BOLAU, Beiträge zur Kenntnis der Amphibienhaut. Dissertat. Göttingen.

1899. A. BRANCA, Recherches sur la cicatrisation épithéliale (épithéliums pavimenteux stratifiés). In: Journ. anat. et physiol. (Paris) Année 35.

1873. E. BUGNION, Recherches sur les organes sensitifs, qui se trouvent dans l'épiderme du protée et de l'axolotl. In: Bull. Soc. Vaud. Sc. nat. No. 70.

1892. *O. BÜTSCHLI, Untersuchungen über mikroskopische Schäume und das Protoplasma. Leipzig.

[1] Die mit einem * versehenen Arbeiten enthalten keine Angaben über das Corium der Amphibien, sondern sind aus andern Gründen im Text der Arbeit angeführt.

Digitized by Google

1898. *O. Bütschli, Untersuchungen über Strukturen usw. Leipzig.
1883. A. Canini, Die Endigungen der Nerven in der Haut des Froschlarvenschwanzes. In: Arch. f. Anat. u. Physiol. Physiol. Abtlg.
1885. J. Carrière, Die postembryonale Entwicklung der Epidermis des Siredon pisciformis. In: Arch. mikrosk. Anat. Bd. XXIV.
1867. Ciaccio, Intorno alla minuta fabbrica della pelle della Rana esculenta osservazioni microscopiche. In: Giornale di Sc. Nat. ed Econom. Vol. II. Palermo.
1899. G. E. Coghill, Nerve termini in the skin of the common Frog. In: Journ. comparat. Neurol. Vol. IX.
1849. J. N. Czermak, Über die Hautnerven des Frosches. In: Müllers Arch. f. Anat. u. Physiol.
1876. Ditlevsen, Beitrag zur Kenntnis der Nerven der Oberhaut. In: Centralbl. f. d. medic. Wissenschaft.
1866. C. J. Eberth, Zur Entwicklung der Gewebe im Schwanze der Froschlarven. In: Arch. f. mikrosk. Anat. Bd. II.
1869. — Untersuchungen zur normalen und pathologischen Anatomie der Froschhaut. Leipzig.
1896. *V. v. Ebner, Chorda dorsalis der niederen Fische und die Entwicklung des fibrillären Bindegewebes. In: Diese Zeitschr. Bd. LXII.
1906. *— Über die Entwicklung der leimgebenden Fibrillen, insbesondere im Zahnbein. In: Sitzber. kais. Akad. Wiss. Wien. Math. nat. Cl. CXV. Bd. Abth. III.
1885. S. Ehrmann, Untersuchungen über die Physiologie und Pathologie des Hautpigmentes. In: Vierteljahrsschr. f. Dermatol. u. Syphilis.
1892. — Zur Kenntnis von der Entwicklung und Wanderung des Pigments bei den Amphibien. In: Arch. f. Dermatol. u. Syphilis. XXIV. Jahrg.
1896. — Das melanotische Pigment und die pigmentbildenden Zellen des Menschen und der Wirbeltiere in ihrer Entwicklung usw. In: Biblioth. med. Abthlg. D. II. Heft 6.
1887. *H. Eisig, Monographie der Capitelliden des Golfes von Neapel. In: Fauna u. Flora des Golfes von Neapel. XVI. Monogr.
1904. C. O. Esterly, The structure and regeneration of the Poison-glands of Plethodon. In: Publicat. Univers. California. Berkeley.
1896. E. Ficalbi, Ricerche sulla struttura minuta delle pelle degli Anfibi. In: Atti R. Accad. Pelorit. Messina. Anno XI.
1891. G. Fischer, Beiträge zur Kenntnis des Geotriton fuscus. In: Verhandl. Phys. med. Gesellsch. Würzburg. N. F. Bd. XXV.
1880. P. Fraisse, Beiträge zur Anatomie von Pleurodeles waltlii. In: Arb. Zool.-zoot. Inst. Würzburg. Bd. V.
1885. — Die Regeneration von Geweben und Organen bei den Wirbeltieren. Cassel und Berlin.
1886. S. Frenkel, Nerv und Epithel des Froschlarvenschwanzes. In: Arch. f. Anat. u. Physiol. Physiol. Abtlg.
1904. E. Gaupp, A. Eckers und R. Wiedersheims Anatomie des Frosches. Dritte Abtheilung: 2. Auflage. Braunschweig.
1898. C. Gegenbaur, Vergleichende Anatomie der Wirbeltiere. mit Berücksichtigung der Wirbellosen. I. Bd. Leipzig.

Digitized by Google

1875. A. Goette, Entwicklungsgeschichte der Unke. Leipzig.
1895. G. Grönberg und A. v. Klinckowström, Zur Anatomie der Pipa americana. I. Integument. In: Zool. Jahrb. Abtlg. für Anat. und Ontogen. Bd. VII.
1885. B. Haller, Über das blaue Hochzeitskleid des Grasfrosches. In: Zool. Anz. 8. Jahrg.
1904. *F. C. C. Hansen, Untersuchungen über die Gruppe der Bindesubstanzen. I. Der Hyalinknorpel. In: Anatom. Hefte. Abtlg. I. Bd. XXVII.
1888. *B. Hatschek, Über den Schichtenbau von Amphioxus. In: Anat. Anz. 3. Jahrg.
1907. *M. Heidenhain, Plasma und Zelle. I. Abtlg. 1. Liefg. In: K. v. Bardeleben, Handbuch d. Anatomie. Liefg. 14. Jena.
1856. A. Hensche, Über die Drüsen und glatten Muskeln in der äußeren Haut von Rana temporaria. In: Diese Zeitschr. Bd. VII.
1864. V. Hensen, Über die Entwicklung des Gewebes und der Nerven im Schwanze d. Froschlarve. In: Virchows Arch. f. pathol. Anat. Bd. XXXI.
1868. — Über die Nerven im Schwanze der Froschlarven. In: Arch. mikrosk. Anat. Bd. IV.
1898. C. L. Herrick, and G. E. Coghill, The somatic equilibrium and the nerve endings in the skin. In: The Journ. Comparat. Neurol. Vol. VIII.
1873—78. C. K. Hoffmann, Amphibien. In: Bronns Klassen u. Ordn. d. Tierreichs. VI. Bd. 2. Abtlg. Leipzig u. Heidelberg.
1885. G. B. Howes, Atlas of practical elementary Biology. 1885.
1891. Jarisch, Über die Anatomie und Entwicklung des Oberhautpigments beim Frosche. In: Arch. Dermatol. u. Syphil. 23. Jahrg.
1882. N. Kastschenko, Über die Krappfärbung der Froschgewebe. In: Arch. mikrosk. Anat. Bd. XXI.
1894. H. Klaatsch, Über die Herkunft der Skleroblasten. In: Morphol. Jahrb. Bd. XXI.
1870. E. Klein, Beiträge zur Kenntnis der Nerven des Froschlarvenschwanzes. In: Sitzber. k. Akad. Wiss. Wien. Math. Nat. Cl. Bd. LXI. I. Abt.
1886. A. Kölliker, Histologische Studien an Batrachierlarven. In: Diese Zeitschr. Bd. XLIII.
1895. C. Kohl, Rudimentäre Wirbeltieraugen. In: Biblioth. zool. Heft 14.
1906. *F. Kraus, Der Zusammenhang zwischen Epidermis und Cutis bei Sauriern und Krokodilen. In: Arch. mikrosk. Anat. Bd. LXVII.
1903. *E. Laguesse, Sur l'histogénèse de la fibre collagène et de la substance fondamentale dans la capsule de la rate chez les Sélaciens. In: Arch. Anat. Microsc. Paris. T. VI.
1851. *F. Leydig, Über die Haut einiger Süßwasserfische. In: Diese Zeitschr. Bd. III.
1853. — Anatomisch-histologische Untersuch. über Fische und Reptilien. Berlin.
1857. — Lehrbuch der Histologie des Menschen und der Thiere. Frankfurt a. M.
1864. — Vom Bau des tierischen Körpers. Handbuch der vergleichenden Anatomie. I. Bd. Tübingen.
1867. — Über die Molche (Salamandrina) der württembergischen Fauna. In: Arch. f. Naturgesch. Jahrg. 33.
1868. — Über Organe eines sechsten Sinnes. In: Nova Acta Acad. Caes. Leop. Carol. Vol. XXXIV.

Digitized by Google

1876a. F. LEYDIG, Über die allgemeinen Bedeckungen der Amphibien. In: Arch. mikrosk. Anat. Bd. XII.
1876b. — Über die Schwanzflosse, Tastkörperchen und Endorgane der Nerven bei Batrachiern. In: Ebenda. Bd. XII.
1876c. — Über den Bau der Zehen bei Batrachiern und die Bedeutung des Fersenhöckers. In: Morph. Jahrb. Bd. II.
1876d. — Die Hautdecke und Hautsinnesorgane der Urodelen. In: Ebenda. Bd. II.
1877. — Die anuren Batrachier der deutschen Fauna. Bonn.
1879a. — Neue Beiträge zur anatomischen Kenntnis der Hautdecke und Hautsinnesorgane der Fische. In: Festschrift z. Feier d. 100 jähr. Bestehens d. Naturf. Gesellsch. Halle a. S.
1879b. — Die Rippenstacheln des Pleurodeles waltlii. In: Arch. f. Naturgesch. XLV. Jahrg. I. Bd.
1885. — Zelle und Gewebe. Bonn 1885.
1892a. — Integument brünstiger Fische und Amphibien. In: Biol. Centralbl. XII. Bd.
1892b. — Zum Integument niederer Wirbeltiere abermals. In: Ebenda. Bd. XII.
1889. A. LOOSS, Über Degenerationserscheinungen im Tierreich usw. In: Preisschrift d. fürstl. JABLONOWSKIschen Gesellsch. Leipzig.
1886. A. B. MACALLUM, The Nerve Terminations in the Cutaneous Epithelium of the Tadpole. In: Quart. Journ. Microsc. Sc. Vol. XXVI.
1894. J. H. MASSIE, Glands and Nerve-Endings in the Skin of the Tadpole. In: Journ. Comp. Neurol. Vol. IV.
1892. F. MAURER, Die Entwicklung des Bindegewebes bei Siredon pisciformis und die Herkunft des Bindegewebes im Muskel. In: Morph. Jahrb. Bd. XVIII.
1894. — Glatte Muskelzellen in der Cutis der Anuren und ihre Beziehung zur Epidermis. In: Ebenda. Bd. XXI.
1895. — Die Epidermis und ihre Abkömmlinge. Leipzig.
1898. — Die Vascularisierung der Epidermis bei anuren Amphibien zur Zeit der Metamorphose. In: Morph. Jahrb. Bd. XXVI.
1880. F. MERKEL, Über die Endigungen der sensiblen Nerven in der Haut der Wirbelthiere. Rostock.
1884. P. MITROPHANOW, Über die Endigungsweise der Nerven im Epithel der Kaulquappen. In: Arch. f. Anat. u. Physiol. Physiol. Abtlg.
1895. W. NOETZEL, Die Rückbildung der Gewebe im Schwanz der Froschlarve. In: Arch. mikrosk. Anat. Bd. XLV.
1885. PAULICKI, Über die Haut des Axolotls. In: Ebenda. Bd. XXIV.
1882. W. PFITZNER, Nervenendigungen im Epithel. In: Morph. Jahrb. Bd. VII.
1901. S. PROWAZEK, Zur Regeneration des Schwanzes der urodelen Amphibien. In: Arb. Zool. Inst. Wien Bd. XIII.
1889. C. RABL, Über die Prinzipien der Histologie. In: Verhandl. Anat. Gesellschaft. 3. Versamml. Berlin.
1894. — Über die Herkunft des Skelets. In: Ebenda. 8. Vers. Straßburg i. E.
1847. H. RATHKE, Über die Beschaffenheit der Lederhaut bei Amphibien und Fischen. In: Arch. f. Anat. u. Physiol.
1852. R. REMAK, Über die Entstehung des Bindegewebes und des Knorpels. In: Ebenda.

1855. R. Remak, Untersuchungen über die Entwicklung der Wirbeltiere. Berlin.

1887. P. u. F. Sarasin, Ergebnisse naturwissensch. Forschungen auf Ceylon. II. Bd. 2. Heft. Zur Entwicklungsgeschichte und Anatomie der ceylonesischen Blindwühle Ichthyophis glutinosus. Wiesbaden.

1905. *J. Schaffer, Über den feineren Bau und die Entwicklung des Knorpelgewebes und über verwandte Formen der Stützsubstanz. II. In: Diese Zeitschr. LXXX. Bd.

1902. *A. Schaper, Beiträge zur Analyse des tierischen Wachstums. In: Arch. f. Entwickl.-Mech. Bd. XIV.

1902. K. C. Schneider, Lehrbuch der vergleichenden Histologie der Tiere. Jena.

1891a. A. Schuberg, Über den Bau und die Funktion der Haftapparate des Laubfrosches. In: Arb. zool.-zoot. Inst. Würzburg. Bd. X.

1891b. — Über den Zusammenhang von Epithel- und Bindegewebszellen. In: Verhandl. Deutsch. Zool. Gesellsch. Leipzig.

1891c. — Über den Zusammenhang von Epithel- und Bindegewebszellen. In: Sitzber. Würzburger Phys. med. Gesellsch.

1893. — Über den Zusammenhang verschiedenartiger Gewebezellen im thierischen Organismus. In: Ebenda.

1902. — Über Zellverbindungen. Vorläuf. Bericht I. In: Verhandl. Nat.-med. Verein Heidelberg. N. F. VII. Bd.

1903. — Untersuchungen über Zellverbindungen. I. Teil. In: Diese Zeitschr. Bd. LXXIV.

1907a. — Über Zellverbindungen. Vorläuf. Bericht II. In: Verhandl. Nat.-med. Verein Heidelberg. N. F. VIII. Bd.

1907b. — Über Zellverbindungen. In: Verhandl. Anat. Gesellsch. 21. Versamml. Würzburg.

1907c. — Untersuchungen über Zellverbindungen. II. Teil. In: Diese Zeitschr. Bd. LXXXVII.

1889. P. Schultz, Über die Giftdrüsen der Kröten und Salamander. In: Arch. mikrosk. Anat. Bd. XXXIV.

1905. O. Schultze, Beiträge zur Histogenese des Nervensystems. I. In: Ebenda. Bd. LXVI.

1867. F. E. Schulze, Epithel- und Drüsenzellen. In: Ebenda. Bd. III.

1888. — Über die inneren Kiemen der Batrachierlarven. I. In: Abhandl. K. Preuß. Akad. Wiss. Berlin.

1891. O. Seeck, Über die Hautdrüsen einiger Amphibien. Dissert. Dorpat.

1865. L. Stieda, Über den Bau der Haut d. Frosches. In: Arch. f. Anat. u. Physiol.

1903. *K. F. Studnička, Histologische und histogenetische Untersuchungen über das Knorpel-, Vorknorpel- und Chordagewebe. In: Anat. Hefte. 1. Abth. Bd. XXI.

1899. *B. Sukatschoff, Über den feineren Bau einiger Cuticulae und der Spongienfasern. In: Diese Zeitschr. Bd. LXVII.

1867. O. Szczesny, Beiträge zur Kenntnis der Textur der Froschhaut. Dissertation Dorpat.

1907. *A. v. Szily, Histiogenetische Untersuchungen. Erster Teil. In: Anatom. Hefte. XXXIII. Bd.

1900. W. Tonkoff, Über die elastischen Fasern in der Froschhaut. In: Arch. mikroskop. Anat. Bd. LVII.

Digitized by Google

1894. *A. VAN BÖMMEL, Über Cuticularbildungen bei einigen Nematoden. In: Arb. zool. Inst. Würzburg. Bd. X.

1899. O. WEISS, Über die Hautdrüsen von Bufo cinereus. In: Arch. mikrosk. Anat. . LIII. Bd.

1902. E. ZIEGLER, Lehrbuch der vergleichenden Entwicklungsgeschichte der niederen Wirbeltiere. Jena.

Untersuchungsmaterial und Technik.

Das verwandte Material wurde großenteils von mir selbst konserviert, teils mit Sublimat, Sublimatessigsäure, HERMANNscher Flüssigkeit oder andern Gemischen, teils einfach in Alkohol.

Als Färbungen dienten im wesentlichen die gleichen Methoden, über welche ich in den Untersuchungen über Zellverbindungen (03 u. 07c) berichtet habe und auf welche hiermit verwiesen wird. Für die collagenen Elemente bewährte sich vor allem die VAN GIESONsche Methode (auch in der von WEIGERT angegebenen Modifikation) und die MALLORYsche Färbung. Elastische Fasern wurden nach UNNA-TÄNZER oder WEIGERT, die zelligen Elemente des Bindegewebes mit meiner Dahliamethode nachgewiesen.

Zur Einbettung wurde außer Paraffin auch Celloidin benutzt, und zwar bei Untersuchung des Coriums der ausgebildeten Amphibien fast ausschließlich.

Erklärung der Abbildungen.

Die Figuren wurden unter Benutzung eines ZEISSschen Mikroskops mit dem ABBÉschen Zeichenapparat auf Objekttischhöhe entworfen.

Die Angaben über die Schnittrichtung sind stets in Beziehung auf das ganze Tier zu verstehen.

Für alle Figuren gültige Bezeichnungen:

a, aufsteigende Bindegewebsbündel;
bg, Blutgefäße;
c, Corium;
c_a, äußere Coriumlage;
c_i, innere Coriumlage;
c_m, mittlere Coriumlage;
dg, Giftdrüsen;
ds, Schleimdrüsen;
ep, Epidermis;
gz, Grenzzone der inneren Coriumlage;
m, glatte Muskelfasern des Coriums;
M, Körpermuskulatur;
ps, perforierende Stränge des Coriums;
sc, Unterhautbindegewebe.

Die elastischen Fasern sind durch rotbraune, die Pigmentzellen durch schwarze Färbung wiedergegeben.

Tafel I.

Fig. 1. *Salamandra maculosa* Laur.; erwachsenes Tier. Haut vom Rücken. Querschnitt durch den Drüsenwulst. Die Giftdrüse (*dg*) befindet sich nach innen vom Corium. — 70 % Alkohol. Boraxkarmin. Celloidin. VAN GIESON Kanadabalsam. — Oc. 1. Obj. C. Zeichenapparat.

Fig. 2. *Salamandra maculosa* Laur.; erwachsenes Tier. Haut von der Kehle. Längsschnitt. Elastische Fasern. — Sublimatessigsäure. Celloidin. Orcein. Kanadabalsam. — Oc. 1. Obj. C. Zeichenapparat.

Fig. 3. *Rana esculenta* L.; erwachsenes Tier. Haut vom Rücken. Querschnitt durch den Drüsenwulst. — 70 % Alkohol. Celloidin. VAN GIESON. Kanadabalsam. — Oc. 1. Obj. A. Zeichenapparat.

Fig. 4. *Rana esculenta* L.; erwachsenes Tier. Haut vom Rücken. Querschnitt. — 70 % Alkohol. Celloidin. Boraxkarmin. Orcein. Kanadabalsam. — Oc. 1. Obj. D. Zeichenapparat.

Fig. 5. *Rana arvalis* Nilss.; erwachsenes Tier. Haut vom Rücken. Alkohol. Celloidin. VAN GIESON. Kanadabalsam. — Oc. 1. Obj. D. Zeichenapparat.

Fig. 6. *Bombinator pachypus* Bonap. Haut vom Bauch. Querschnitt. Alkohol. Celloidin. Boraxkarmin. Orcein. Kanadabalsam. — Oc. 1. Obj. D. Zeichenapparat.

Fig. 7. *Pelobates fuscus* (Laur.); Haut vom Rücken. Querschnitt. Alkohol. Boraxkarmin. Hämatoxylin in Wasser 0,1 %. Kali chrom. 1 %. Paraffin. Kanadabalsam. — Oc. 1 Obj. D. Zeichenapparat.

Fig. 8—15. *Siredon pisciformis* Shaw. Larve von 56 mm Länge. Querschnitte durch das Corium, teils von der Seite (Fig. 8, 9, 11, 12, 13, 14), teils von der Bauchseite (Fig 10, 15). Einwanderung von Zellen ins Corium. — Sublimatessigsäure. Paraffin. Dahlia. Tannin. Brechweinstein. Kanadabalsam. — Oc. 1. Obj. F. Zeichenapparat.

Digitized by Google

Das Nervensystem von Ascaris lumbricoides und megalocephala.

Ein Versuch, in den Aufbau eines einfachen Nervensystems einzudringen.

Erster Teil.

Von

Dr. Richard Goldschmidt,
Privatdozent an der Universität München.

Mit Tafel II—IV und 22 Figuren im Text.

Inhalt.

	Seite
Einleitung	73
1. Material und Methoden	75
2. Historisches	76
I. Teil. Topographie	84
1. Übersicht des Baues des Vorderendes von *Ascaris*	84
2. Topographie des Nervensystems	88
II. Teil. Mikroskopische Anatomie	94
1. Die Ganglien	96
2. Nerven und Commissuren	111
a. Sensible Nerven	118
b. Motorische Nerven und Commissuren	119
Literaturverzeichnis	132
Erklärung der Abbildungen	133

Wenn wir das ungeheure Material betrachten, das in den letzten Jahrzehnten auf dem Gebiete der feineren Anatomie des Nervensystems angesammelt wurde, so können wir nicht ohne eine gewisse Resignation bemerken, wie weit wir noch von dem Verständnis der elementaren Zusammensetzung dieses Organsystems trotz aller Detailkenntnisse entfernt sind. Die Ursache liegt natürlich in der ungeheuren Schwierigkeit des Objektes. Denn schon auf relativ niederen Stufen der tierischen Organisation ist die Zusammensetzung des Nervensystems eine so

mannigfache und verwickelte, daß an eine einigermaßen vollständige Kenntnis des Gesamtaufbaus nicht zu denken, ja nicht einmal das Minimum dessen zu erreichen ist, was für die anatomische Erkenntnis unerläßlich ist, die vollständige Darstellung eines Reflexbogens. Und doch wäre es, um die notwendige anatomische Grundlage für das Verständnis der physiologischen Vorgänge zu gewinnen, dringend wünschenswert, einmal von irgend einem Organismus das Nervensystem in seiner gesamten Zusammensetzung kennen zu lernen, also in seinen sämtlichen Ganglienzellen, deren Fortsätzen und Verbindungen, den zum Centrum gelangenden und vom Centrum abgehenden Bahnen. Dieses Resultat kann aber, wenn überhaupt, nur bei einem sehr einfachen Organismus erfüllt werden, dem komplizierte Sinnesorgane fehlen, dessen Centralorgane räumlich nahe beieinander sind und vor allem eine nicht zu große Zahl von Elementen in sich bergen und in ihrem Bau konstant sind. Daß es viele Objekte gibt, die diesen Forderungen genügen, möchte ich bezweifeln, mir ist jedenfalls nur dieses eine bekannt, über das die folgende Untersuchung berichten soll.

Meine früheren histologischen Untersuchungen an Nematoden hatten bereits gezeigt, in welch merkwürdiger Weise bei diesen Würmern die einzelnen Organsysteme aus wenigen großen und absolut konstanten Zellen aufgebaut werden. Und das gleiche trifft auch für das Nervensystem zu. In den Centralorganen ist eine konstante Anzahl von Ganglienzellen vorhanden, nie eine mehr oder weniger, ihre Lage ist konstant, ihre Form, ihre Verbindungen; und das gleiche trifft für die übrigen Komponenten des Nervensystems zu[1]. Ich habe mir daher die Aufgabe gesetzt, zu versuchen, dieses Nervensystem möglichst vollständig — zunächst nur anatomisch — zu erforschen und glaube, meinem Ziel jetzt ziemlich nahe zu sein. Im folgenden übergebe ich den ersten Teil dieser Studien der Öffentlichkeit. Er wird die topographische Beschreibung des Nervensystems enthalten und die Schilderung der mikroskopischen Anatomie, also der Ganglienzellen und Nervenfasern und ihren anatomischen Zusammenhang, mit Ausnahme der Verbindungen, welche innerhalb des eigentlichen Nervenringes vor sich gehen.

In diesem Teil des Nervensystems nämlich gehen die Verbindungen der Neuronen vor sich, die für das Verständnis des Ganzen die ent-

[1] Im allgemeinen Teil werde ich nachzuweisen suchen, daß eine derartige Konstanz für alle Reflextiere typisch ist, wie aus den Arbeiten von Retzius, Apáthy und anderen hervorgeht. Die große Komplikation der Nervenverzweigungen läßt aber bei andern Objekten dies bestenfalls (Hirudineen, Apáthy) für die Territorien in der Umgebung der Ganglienzellen nachweisen.

Digitized by Google

scheidende Bedeutung haben. Aus äußeren Gründen wird die Darstellung dieser Ergebnisse getrennt als zweiter Teil dieser Arbeit erscheinen. Von der eigentlichen Histologie des Organsystems wird hier nichts abgehandelt, vielmehr soll der schon zum großen Teil fertige dritte Teil den histologischen Bau der Elemente, also Ganglienzellstruktur, Tigroidsubstanz und Chromidialapparat, Neurofibrillen und Muskelinnervation sowie die Glia behandeln. Dort wird dann auch der Platz sein, die gewonnenen Ergebnisse in Hinsicht auf allgemeine Fragen zu diskutieren und die neurologische Literatur zu berücksichtigen.

Vor nunmehr 7 Jahren lenkte mein lieber Lehrer, Otto Bütschli, meine Aufmerksamkeit auf die Nematoden als besonders interessante Objekte für histologische Studien und legte mir besonders warm das Nervensystem ans Herz. Seitdem habe ich immer zwischen andrer Tätigkeit diesen Gegenstand weiter verfolgt und Stück für Stück gefördert, und so ist es mir heute eine besondere Genugtuung, diese Studien als Zeichen der Treue und Dankbarkeit dem hochverehrten Manne widmen zu dürfen.

1. Material und Methoden.

Für den vorliegenden ersten Teil der Untersuchung kommt vorwiegend histologisch konserviertes Material in Betracht. Konzentrierte Sublimatlösung mit oder ohne Eisessig gab auch hier die besten Resultate. Längs- und Querschnittserien durch das Vorderende sind notwendig. Die Färbung spielt keine große Rolle, einfaches Delafield-Hämatoxylin genügt für die Erforschung der mikroskopischen Anatomie. Natürlich wurden aber auch die nach den verschiedensten Methoden für frühere Untersuchungen hergestellten Präparate verwandt, ebenso wie die für histologische Zwecke nach den modernen Nervenmethoden hergestellten Präparate. Das Haupterfordernis ist der ständige Vergleich guter Totalpräparate des Nervensystems mit Schnittserien. Die ersteren werden folgendermaßen erhalten: Mit einem feinen Messerchen schneide ich den Hautmuskelschlauch des Vorderendes des Wurmes bis auf den Oesophagus durch, und zwar je nach Bedürfnis lateral oder dorsal. Der Schnitt wird bis zu den Lippen geführt und dann vorsichtig der Hautmuskelschlauch maximal auseinander gesteckt. Dann wird der Oesophagus mit einer Pinzette nach vorn herausgezogen, wobei bei geschickter Handhabung das ihn umschließende Nervensystem auf der Unterlage liegen bleibt. Mit der Lupe wird zunächst der Erfolg der Präparation festgestellt und dann gefärbt. Als besonders günstig erwies sich hierzu Nisslsches Methylen-

blau in einer etwas veränderten Anwendungsweise. Ich bringe die Präparate für 6—8 Stunden in NISSLs Seifenmethylenblau in den Brutschrank von 60°, spüle dann ab und stecke sie in ausgestreckter Lage ins Wachsbecken und härte sie hier mit steigendem Alkohol, übertrage sie dann in Nelkenöl, in dem sie bleiben, bis keine Farbe mehr extrahiert wird (2—3 Tage). Durch das Nelkenöl wird in ausgezeichneter Weise die Differenzierung gerade bis zum richtigen Grad getrieben. In einem solchen Präparat treten die Ganglienzellen je nach ihrem Gehalt an Tigroidsubstanz dunkel oder hellblau hervor und heben sich von dem gelben Ton des Hautmuskelschlauches ab. Alle Kerne sind intensiv blau, aber auch die vier Körperlinien nehmen Farbe an. Die Nervenfasern bleiben ungefärbt, treten aber meist durch ihre scharfen Konturen deutlich hervor. Die in der Subcuticula verlaufenden erscheinen als ausgesparte weiße Streifen auf hellblauem Grund. Merkwürdig ist nur, daß solche Totalpräparate nicht an frisch konserviertem Material zu erhalten sind. Sie gelingen nur an altem Spiritusmaterial, wie es zu Kurszwecken in jedem Institut vorhanden ist. Um Kontrollpräparate für die Zusammensetzung einzelner Ganglien zu erhalten, kann man auch bei einiger Übung aus einem derart vorbereiteten Präparat sie herauspräparieren und beliebig färben. Ferner lassen sich auch lebende Würmer so präparieren und auf diese Weise die lebenden Ganglienzellen wenigstens zum Teil studieren, was für einige Fragen von Interesse ist.

Natürlich wurden auch Macerationsmethoden angewandt, die damit erhaltenen Resultate sind aber sehr bescheidene. Um einen Einblick in die Zusammensetzung der einzelnen Nervenstämme wie der Commissuren zu erhalten, bleibt aber nichts andres übrig als die mühevolle Methode der Rekonstruktion aus Querschnittserien. Bei der geringen Zahl der Nervenfasern und ihrem meist recht umfangreichen Querschnitt gibt sie aber sehr zuverlässige Resultate, die sich auch an manchen Punkten durch Längsschnitte oder die Totalpräparate kontrollieren lassen.

2. Historisches.

Mit dem morphologischen Aufbau des Nematodennervensystems haben sich seit Anfang des vorigen Jahrhunderts zahlreiche Gelehrte befaßt. Die Grundzüge seiner Anordnung wurden zuerst von A. SCHNEIDER (1866) richtig erkannt. Seitdem haben sich noch manche Forscher bis in die neueste Zeit hinein bemüht, die Kenntnisse auszubauen, von deren Resultaten, soweit sie das Kopfnervensystem betreffen, im

folgenden die hauptsächlichsten wiedergegeben werden sollen. Die erste eingehende morphologische und histologische Darstellung stammt von O. BÜTSCHLI (1874). Er findet bei den Ascariden nicht weit hinter dem Vorderende um den Oesophagus einen Nervenring, der von einer faserigen Scheide eingeschlossen ist und 40—50 Nervenfasern von ungleichem Querschnitt enthält. Von ihm entspringen nach vorn vier Nerven in den Submedianlinien, die nur aus wenigen Fasern bestehen, in die Ganglienzellen eingeschaltet sind. Nach hinten treten aus ihm aus ein mit zwei Wurzeln entspringender Bauchnerv, ein Rückennerv und jederseits ein ventraler Nerv, der in der Subcuticula nach der Seitenlinie hin verläuft. Der Bauchnerv ist faserreicher als der Rückennerv, und in seinem Verlauf sind hier und da hinter dem Nervenring Ganglienzellen eingestreut. Der nach den Seitenlinien zu gehende Nerv läuft an dem Ring vorbei in der Seitenlinie nach vorn, erhält hier aber auch Fasern aus dem Ring. In der Seitenlinie sind in seinen Verlauf zahlreiche Ganglienzellen eingeschaltet, von denen auch Fasern nach hinten verlaufen und mit Ganglienzellen zusammenhängen, die in der Nähe der Halspapillen liegen. Von ihnen gehen wahrscheinlich Fortsätze durch die Gewebsbrücke, die das Excretionsgefäß trägt, nach der Bauchseite, um sich hier mit Ganglienzellen zu verbinden, die in jener Gewebsbrücke liegen. Es liegen hier jederseits etwa fünf große und sechs kleinere Zellen. Mit dem Bauchnerv entspringt jederseits ein aus wenigen Fasern bestehender Nerv, der in der Subcuticula sublateral und ventral nach hinten verläuft. Dorsal nehmen die entsprechenden Nerven ihren Ursprung aus dem Nervenring in der Seitenlinie. Die Innervierung der Muskeln erfolgt durch Fortsätze, die sie zu den Längsnerven schicken, die in der Gegend des Schlundringes liegenden senden ihre Fortsätze direkt zum Ring. Dieser Darstellung wird von HESSE (1892) nicht viel Neues hinzugefügt. Er gibt an, daß sämtliche Lateralnerven entweder durch die ventrale subcuticulare Commissur oder auf der Gewebsbrücke zum Bauchnerven treten. Er gibt ferner eine genauere Darstellung der Lippensinnesorgane und ihrer Nervenversorgung und schildert die Commissuren, die rechts und links Rücken- und Bauchnerv verbinden, von denen die vorderste vor dem Nervenring verläuft und eine Anzahl Fasern der beiden Längsnerven an dem Ring vorbeilaufend verbindet. Die Angaben über die Verteilung der Ganglienzellen stehen hinter denen BÜTSCHLIS zurück. HAMANNS (1895) Schilderung des Nervensystems von *Lecanocephalus* weicht in vielen Punkten von dem für andre Nematoden Bekannten ab. Er findet in dem sonst als fast zellenfrei geschilderten Schlundring gegen 20 Ganglienzellen.

Digitized by Google

Von ihm sollen unabhängig von den Ganglienanhäufungen acht Nervenzüge abgehen, die als verästelte Bündel die vordere Körpermuskulatur versorgen. Eine ventrale Ganglienmasse verbindet rechte und linke Seitenganglien. Aus neuester Zeit endlich besitzen wir drei eingehende Schilderungen des Nervensystems dreier verschiedener Nematoden von Zur Strassen (1904) für *Anthraconema*, von Looss (1905) für *Ankylostomum duodenale* und von Rauther (1906) für *Mermis albicans*. Dazu kommt noch eine genaue Untersuchung des sensiblen Nervensystems von *Ascaris* (Goldschmidt 1903). Zur Strassen unterscheidet im Nervensystem von *Anthraconema* acht gesonderte und scharf begrenzte Ganglien. Ein unpaares Dorsalganglion aus symmetrisch gelagerten Zellen von zwei Größen gebildet, liegt quer über dem Oesophagus. Unter ihm liegt das größere, bohnenförmige Ventralganglion. Am umfangreichsten sind die beiden Lateralganglien, die mehr als 20 Zellen enthalten. Nahe hinter dem Bauchganglion liegt links und rechts ein postventrales Ganglion und ebenso hinter den Seitenganglien postlaterale Ganglien. Diese Ganglien sind durch verschiedene Commissurensysteme miteinander verbunden. Am stärksten ist die Dorsoventralcommissur oder der Schlundring. Mit den Lateralganglien steht er durch die Lateroventralcommissur in Zusammenhang. Zwischen Lateral- und Postlateralganglien findet sich die schmächtige Postlateralcommissur und ebenso zwischen Ventral- und Postventralganglien die Postventralcommissur. Von diesem Centralorgan gehen nach vorn und hinten Nerven aus. Ventral entspringt mit zwei Wurzeln der Bauchnerv, der durch den ganzen Körper nach hinten zieht. In den Seitenfeldern entspringen aus dem Schlundring die Quernerven, die zwischen Seitenfeld und oberem Seitenmuskel nach hinten ziehen. Vier Paare von zarten Faserbündeln ziehen vom Schlundring radiär zu den acht Längsmuskelbündeln des Vorderleibes. Zu den Sinnesorganen des Kopfes gehen sechs sensible Nerven, deren Verhalten in den wesentlichsten Punkten dem bei *Ascaris* nach Goldschmidts Darstellung gleicht. Auf letztere brauchen wir hier nicht näher einzugehen, da ihre Resultate in der vorliegenden Arbeit oft angezogen werden müssen. Zweifellos die gründlichste bisher vorliegende Untersuchung eines Nematodennervensystems ist die des *Ankylostomum* von Looss (1905). Von dem Nervenring oder der Kopfcommissur entspringen direkt fünf Nerven, von denen vier nach vorn verlaufen und die dorsalen und ventralen Kopfpapillen versorgen. Der fünfte tritt in die Rückenlinie ein, bildet hier das kleine Ganglion cephalicum dorsale und verläuft als N. dorsalis nach hinten. Die meisten Fasern des Schlundringes treten in das

Ganglion cephalicum ventrale ein. Hier entspringen alle Hauptnerven des Körpers. Eine starke Commissur geht seitlich unter der Haut zu den G. cephalica lateralia. Aus zwei Wurzeln entspringt der starke N. ventralis, der in der Bauchlinie nach hinten zieht. Von den Wurzeln geht nach vorn ein kleiner Ast ab, der N. anterior ventralis. In der Richtung des Kopfes setzt sich jedes der Lateralganglien in einen Nerven fort, der die seitlichen Kopfpapillen versorgt. Nach hinten entspringen ebenfalls zwei Nerven, von denen aber nur der stärkere direkt vom Ganglion kommt, der schwächere kommt durch das Ganglion hindurch vom Kopf und tritt in ein eignes kleines Ganglion hinter dem Lateralganglion ein, das G. cephalicum postlaterale. Dann vereinigen sich beide zu dem N. ventrolateralis, der in der Nähe des Excretionskanals nach hinten verläuft. Eine einzelne Faser des dicken Nerven spaltet sich ab, um in der Seitenlinie dorsal nach hinten zu verlaufen, der N. dorsolateralis. Ventral- und Lateralganglion sind außer durch die große Commissura cephalica cutanea noch durch eine frei in der Leibeshöhle verlaufende C. cephalica interna verbunden. In ihrem Verlauf finden sich wenige spindelförmige Ganglienzellen. Schließlich ist auch das G. postlaterale mit dem G. cephalicum ventrale durch eine direkte Commissur verbunden. — Die jüngste Schilderung eines Nematodennervensystems ist endlich die von RAUTHER über *Mermis albicans*. Auch hier werden Ventral-, Dorsal- und Lateralganglien unterschieden. Die Lateralganglien enthalten 30—40 Zellen, die eine vordere und hintere Gruppe bilden. Von ihnen gehen zwei Commissuren zum Bauchganglion, eine große erste Ventrolateralcommissur, eine kleinere zweite. Im übrigen stimmen die Befunde in den wesentlichen Punkten mit den an andern Nematoden gewonnenen überein.

In allen diesen Arbeiten ist, mit Ausnahme der von BÜTSCHLI und der speziell der Histologie des sensiblen Nervensystems gewidmeten Arbeit von GOLDSCHMIDT, über den feineren Bau des Nervensystems nicht viel enthalten. Gelegentliche Angaben über die ungefähre Zahl der in den Ganglien enthaltenen Zellen und die Zahl ihrer Fortsätze, einige Mitteilungen über Hüll- und Stützzellen der nervösen Teile sind alles. Dazu kommt in den älteren Arbeiten eine Diskussion darüber, ob die Nervenfasern glatt oder gestreift oder varikös sind und ob sie eine Hülle haben oder nicht. Dem histologischen Aufbau des Nematodennervensystems sind dagegen die Arbeiten von ROHDE (1852, 1892) und von APÁTHY (1893, 1894) gewidmet. ROHDE findet, daß die Nervenfasern in eine aus groben, regellos und meist sehr eng geflochtenen Fäserchen bestehende Scheide und in einen von ihr umschlossenen

Achsencylinder zerfallen. Das Spongioplasma des Achsencylinders wird von meist längs verlaufenden Fibrillen gebildet, welche im Durchmesser außerordentlich variieren, insofern sie alle Übergänge von unmeßbarer Feinheit bis zur Stärke der Scheidefäserchen zeigen. Die Nervenfasern des Schlundringes sind denen des Mediannerven im wesentlichen gleich gebaut, durchschnittlich aber bedeutend dünner als diese; während ferner in den Nervenfasern des Mediannerven die feinen Fibrillen überwiegen, herrschen in denen des Schlundringes die gröberen vor. Neben den Nervenfasern enthält der Schlundring noch ein der LEYDIGschen Punktsubstanz ähnliches, grobkörnig fibrilläres Gewebe, welches durch die Vereinigung von benachbarten grobfibrillären Nervenfasern entsteht. Diese Verschmelzung wird durch eine Lockerung der Nervenfaserscheide eingeleitet. Die groben Fibrillen des Achsencylinders stehen sowohl in dem Mediannerven als besonders in dem Schlundring in direktem Zusammenhang mit den Fäserchen der Nervenfaserscheide. Diese letztere stellt nur eine Modifikation des Subcuticularfasergewebes dar und unterscheidet sich von ihm nur durch ihr engeres Geflecht. Und da ja die Scheidefäserchen sich nach innen in die mit ihnen histologisch in jeder Hinsicht übereinstimmenden groben Fibrillen des Achsencylinders fortsetzen und von letzteren alle Übergänge bis zu den feinsten Fibrillen vorkommen, so stellt das ganze Spongioplasma des Achsencylinders ein den Subcuticularfasern histologisch gleichwertiges Gewebe dar, und kann daher in den Nervenfasern nicht das Leitende sein, sondern nur das Stützgerüst darstellen. Das eigentlich Nervöse ist vielmehr die vom Spongioplasma umschlossene homogene Zwischensubstanz, das Hyaloplasma. Was die Innervierung der Muskulatur anbetrifft, so zerfallen die Muskelfortsätze vor ihrem Ansatz am Längsnerven durch wiederholte Teilungen in kleinere Zweige, welche sich mit den obersten Nervenfasern der Mediannerven direkt verbinden, und zwar in der Weise, daß an der Antrittsstelle die Nervenfaserscheide gänzlich aufgelöst wird, und die Muskelsubstanz in der Form eines Zapfens mehr oder weniger weit in den Achsencylinder vorragt. Die Zapfen zerlegen sich durch fortgesetzte Spaltung in immer kleinere Stücke, bis schließlich ihr Spongioplasma sich in einzelne Fibrillen aufgefasert hat, welche von denen des Achsencylinders nicht mehr zu unterscheiden sind, so daß ein direkter Übergang des Spongioplasmas der Muskelzelle in das der Nervenfaser wahrscheinlich ist. Oft ist keine Zapfenbildung, sondern nur ein unmittelbares Herantreten des Muskelfortsatzes an den an dieser Stelle der Scheide entblößten Achsencylinder zu beobachten. Auch in diesen Fällen zeigt sich ein deutlicher Zusammenhang von

Digitized by Google

Muskel- und Nervenfaserspongioplasma. Die tiefergelegenen Nervenfasern des Mediannerven beteiligen sich entweder indirekt an der Innervation durch Abgabe von Nebenfortsätzen, welche sie mit den obersten Nervenfasern verbinden, oder direkt durch Seitenäste, welche senkrecht bis zum Innenrande der Medianlinie emporziehen und hier mit den Muskelfortsätzen verschmelzen. Gleich den Nervenfasern können auch die zwischen sie eingeschlossenen Ganglienzellen durch aufsteigende Fortsätze mit den Muskelfasern in unmittelbaren Zusammenhang treten.

Kurz nach dieser Schilderung erschien Apáthys kurze Darstellung, die in eine Arbeit über die Muskelfasern von *Ascaris* eingestreut ist, und die deshalb von besonderem Interesse ist, weil sie eine der ersten näheren Schilderungen von Apáthys Neurofibrillenlehre darstellt. Dort heißt es über den feineren Bau der Nerven und ihre Verbindung mit der Muskulatur: »Nun muß ich, obwohl ich mich hier so weit als möglich der Schilderung des Nervensystems von *Ascaris* enthalten will, zu allererst betonen, daß ich den Schlundring in meinen Präparaten, im Gegensatz zu Rohdes Anschauung, lediglich aus einer Anzahl circulär gerichteter Fibrillenbündel bestehend gefunden habe, deren einzelne Fibrillen, obwohl sie ziemlich wellig verlaufen, und deshalb stellenweise aus dem Schnitt verschwinden, um aber in dem nächstfolgenden aufgefunden zu werden, eine zweifellose Individualität und Kontinuierlichkeit bezeugen. Sie sind ziemlich dünn, jedoch sehr scharf und dunkel gezeichnet.« Mehrere (die meisten) Bündel von Primitivfibrillen biegen ventralwärts, andre dorsalwärts und einige seitwärts ab, um in die entsprechenden Längswülste einzutreten und hier mit der größten Anzahl ihrer Primitivfibrillen einen weiteren longitudinalen Verlauf anzunehmen. Nunmehr erscheinen die aus dem Schlundring herausgetretenen Fibrillenbündel in den folgenden Schnitten in den Querschnitten der betreffenden Nerven. Die Primitivfibrillen, welche in diese eingehen, vereinigen sich vorläufig zu mehreren, und deshalb erscheinen die Querschnitte der Primitivfibrillen in den Längsnerven als größere, stark glänzende, dunkle Punkte, als es den einzelnen Primitivfibrillen des Schlundringes wie man sich auf Längsschnitten durch das vordere Körperende überzeugen kann, entsprechen würde. Eine Anzahl der Primitivfibrillen der aus dem Schlundring herausgetretenen Bündel trennt sich von den andern, biegt zuvörderst nicht um, sondern geht durch den betreffenden Längswulst schon in der Höhe des Schlundringes in die Subcuticula hinein. Meist vereinigen sich dann in der Subcuticula mehrere solche leitende Primitivfibrillen, biegen seitwärts

um und bilden so eine dickere circuläre Subcuticularfaser. Wieder andre, meist ganz schwache Primitivfibrillenbündel biegen direkt in einen dem Schlundring angelegten Markbeutel oder Markbeutelfortsatz ein. Hier werden sie zu jenen Fibrillen, deren Verlauf wir bis in ihre Endästchen, welche die Mittelfibrillen der Muskelrinde sind, geschildert haben.« Und weiterhin: »Durch das Mitgeteilte ist aber auch ein direkter Übergang von Subcuticularfasern herstellenden Elementarfibrillen in die der leitenden Primitivfibrillen des Schlundringes bewiesen. Anderseits sah ich wiederholt, besonders im vorderen Körperteile, daß starke Subcuticularfasern, z. B. Circulärfasern, in einen der Seitenwülste eintretend, Ganglienzellen zugeeilt sind. In der Nähe derselben angekommen, strahlten die sie bildenden feineren Primitivfibrillen, vielleicht schon die Elementarfibrillen, trichterförmig auseinander, nahmen die Ganglienzelle in ihre Öffnung, und umgaben sie ganz in der Weise, wie ich es bei Hirudineen wiederholt geschildert habe. — Auf die Tatsache, daß die Markbeutelfortsätze auch in tieferen Körpergegenden leitende Primitivfibrillen den Muskeln zuführen, und daß sie diese größtenteils von den Längsnerven der Medianwülste her bekommen, will ich diesmal nach dem obigen nicht mehr näher eingehen. Der Übergang der leitenden Primitivfibrillen jener Nerven in die Fibrillen der Markbeutelfortsätze, welche in ihren verjüngten Abschnitten ganz den Charakter der Nerven meines bündelförmigen Typus besitzen, um weiter gegen den Markbeutel zu mehr in den röhrenförmigen überzugehen, ist ebenfalls direkt nachzuweisen: Bütschlis frühere Vermutungen sind also in dieser Hinsicht vollkommen bestätigt. Die in den Fortsatz eingelenkten Primitivfibrillen der Nerven werden nicht selten sofort zu einer einheitlichen dicken Fibrille zusammengedrängt, welche anfangs eine solide Achse des Fortsatzes bildet. Später löst sich diese Achse wieder in dünnere Fibrillen auf, was auf Schnittserien unschwer zu kontrollieren ist.« Das Verhalten der Primitivfibrillen innerhalb der Muskelfasern ist folgendes: »Die in unsern Schnitten so scharf gezeichneten Fibrillenstämme verästeln sich nun im Mark der Muskelfasern in verschiedener Weise und gehen verschiedene Verbindungen mit andern Fibrillen desselben Charakters ein. Oft setzt ein mittelstarker, etwa $^1/_2$—1 μ dicker Stamm den ganzen Markraum des Querschnittbildes der Muskelfaser in schräger Richtung durch, wobei er, wenn er nicht ganz in der Ebene des Schnittes liegt, wenigstens aus den nächst benachbarten Schnitten der Serie sicher zu einem ununterbrochenen Ganzen zu ergänzen ist. Die feinen Endästchen dieser Fibrillen oder ihrer seitlichen

Zweige begeben sich immer in radiärer Richtung in je einen Zwischenraum der contractilen Leisten und bilden so die schon erwähnten radiären Mittelfibrillen der Zwischenleiste der Rinde.

An diesen Endästchen befinden sich meist eine oder mehrere Verdickungen. Die Verdickungen entsprechen jenen, welche man in den Längsschnitten in den Mittelfibrillen, an den longitudinalen Mittelfibrillen, den Zwischenleisten der Rinde, die ganz denselben Charakter wie die Endästchen, die radiären Mittelfibrillen, besitzen, nur noch etwas feiner sind, wahrnimmt. Auch an dem peripheren Ende des Endästchens befindet sich oft eine kleine Verdickung, oder es scheint mit einem deutlichen Pünktchen, ohne sich zu verjüngen oder zu verdicken, zu enden. In besonders günstigen Fällen glaube ich bemerkt zu haben, daß das Endpünktchen bei Heben oder Senken des Tubus trotz des Verschwindens des Ästchens selbst, im mikroskopischen Bilde in unveränderter Lage verblieb. Demnach ist das scheinbare periphere Ende des Ästchens an den Seitenflächen der Muskelfaser — denn an der äußeren Kante derselben endigen sie nicht einmal scheinbar an der Außengrenze der contractilen Rinde — bloß die Umbiegungsstelle, wo die radiäre Mittelfibrille in die longitudinal gerichtete Mittelfibrille übergeht; und auch die Verdickungen sind Stellen, wo sich die longitudinalen und radiären Mittelfibrillen treffen oder wo sie ineinander übergehen bzw. miteinander durch die Perifibrillärsubstanz verkittet werden, welche an diesen so dünnen Primitivfibrillen in situ anderswo kaum nachzuweisen ist.

Anders verhalten sich die radiären Endverzweigungen der im Marke verlaufenden und sich verästelnden Fibrillen, kurz bezeichnet die radiären Mittelfibrillen, auf der äußeren Kante der Muskelfaser. Hier sind sie meist etwas stärker als auf den Seiten; sie passieren alle die Außengrenze der contractilen Rinde, nachdem sie, wie es scheint, wenigstens eine Elementarfibrille als longitudinale Zwischenfibrille rechtwinkelig abgegeben haben. Sie begeben sich bald in gerader Linie, radiär oder schräg, bald seitwärts umgebogen, in die Subcuticularschicht hinein, wo sie meist als deutliche Fibrillen eine Strecke weit zu verfolgen sind, um bald mit einer starken Circularfibrille der Subcuticula zu verschmelzen, oder sich mit einer feineren Fibrille der Subcuticula zu vereinigen, welche dann ihrerseits, mit mehreren gleichen Fibrillen vereinigt eine stärkere Subcuticularfaser zusammenzustellen hilft. Gelegentlich ist die aus der Rinde herausgetretene radiäre Zwischenfibrille nicht weiter zu verfolgen, sie hört im Schnitt plötzlich auf;

offenbar hat sie sich in diesem Fall anstatt seitwärts, nach oben und unten umgebogen und wurde durchschnitten. Oft sieht man dagegen an einer Kante der Muskelfaser, oder auch gleichzeitig an beiden, die aus der Rinde herausgetretenen radiären Mittelfibrillen, schräg nach außen gerichtet, konvergieren, sich zu einem konisch ausgezogenen Bündel vereinigen, welches sich zu einer stärkeren Faser verdichtet und sich als Circulärfaser der Subcuticula fortsetzt.«

Ich habe Apáthys Darstellung wörtlich wiedergegeben, weil wir uns mit ihr werden oft befassen müssen und weil sie, abgesehen von den unberücksichtigten Ganglienzellen, die Quintessenz der Neurofibrillenlehre in Anwendung auf ein einfaches Nervensystem enthält[1]. Auf eine wenig glückliche Antwort Rohdes (1894) auf diese Darstellung, veröffentlichte Apáthy (1894) nochmals eine Darstellung des Verhaltens der Primitivfibrillen zur Muskulatur mit Abbildungen, die alle Verhältnisse innerhalb der Muskelfasern erläutern, das Verhalten zum Nervensystem aber ganz unberücksichtigt lassen. In Apáthys großer Hirudineenarbeit ist endlich von *Ascaris* nur sehr wenig die Rede.

Über den feineren Bau der radiär gestreiften Ganglienzellen von *Ascaris* handelt noch eine kurze Mitteilung von Goldschmidt (1903), deren Inhalt aber im folgenden noch eingehender behandelt wird[2].

I. Teil. Topographie.

1. Übersicht des Baues des Vorderendes von Ascaris.

Der folgenden Darstellung der Topographie liegt als Objekt ausschließlich *Ascaris lumbricoides* zugrunde, welche kleinere Form wieder gewählt wurde, weil sie für die meisten histologischen Fragen sich günstiger erweist als die größere *A. megalocephala*. Im Prinzip unter-

[1] In einem gegen eine kurze vorläufige Mitteilung zu dieser Arbeit gerichteten polemischen Aufsatz schreibt Apáthy, daß er »nie und nirgends eine Darstellung des feineren Baues des *Ascaris*-Nervensystems gegeben« habe. Wieviel Berechtigung diese Verwahrung hat, derentwegen er, wie er besonders betont, die Feder ergreift, ist aus vorstehendem Zitat zu ersehen.

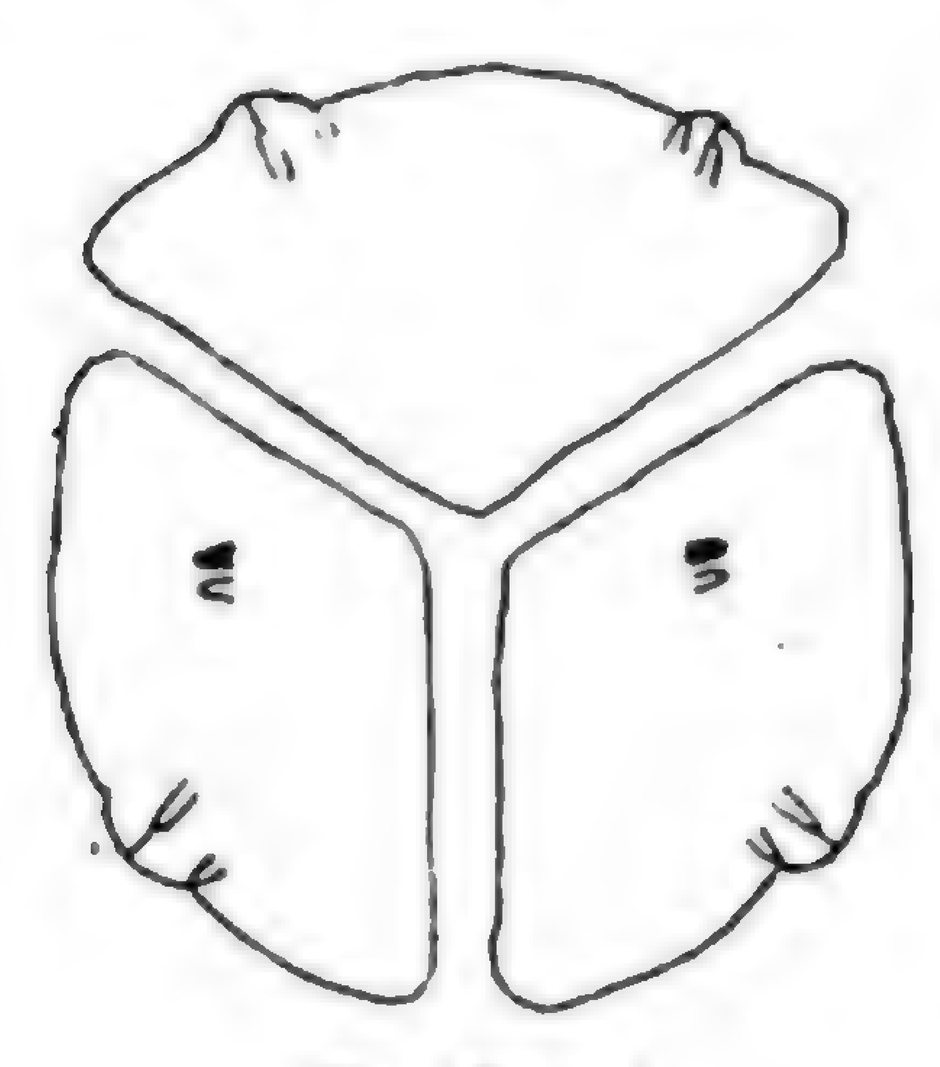
[2] Während des Druckes dieser Arbeit erschien in den Petersburger Akademieberichten eine vorläufige Mitteilung von Deineka über das *Ascaris*-Nervensystem. Eine genaue Besprechung von dessen Resultaten muß bis zum Erscheinen der ausführlichen Arbeit verschoben werden. Enthält sie das gleiche wie jene Mitteilung, so ist er in eine schier unglaubliche Serie von Irrtümern verfallen, indem er alles, was sich nach intravitaler Methylenbauinjektion bläute, als Teile des Nervensystems beschrieb, und zwar Bestandteile so ziemlich aller andrer Organsysteme.

Digitized by Google

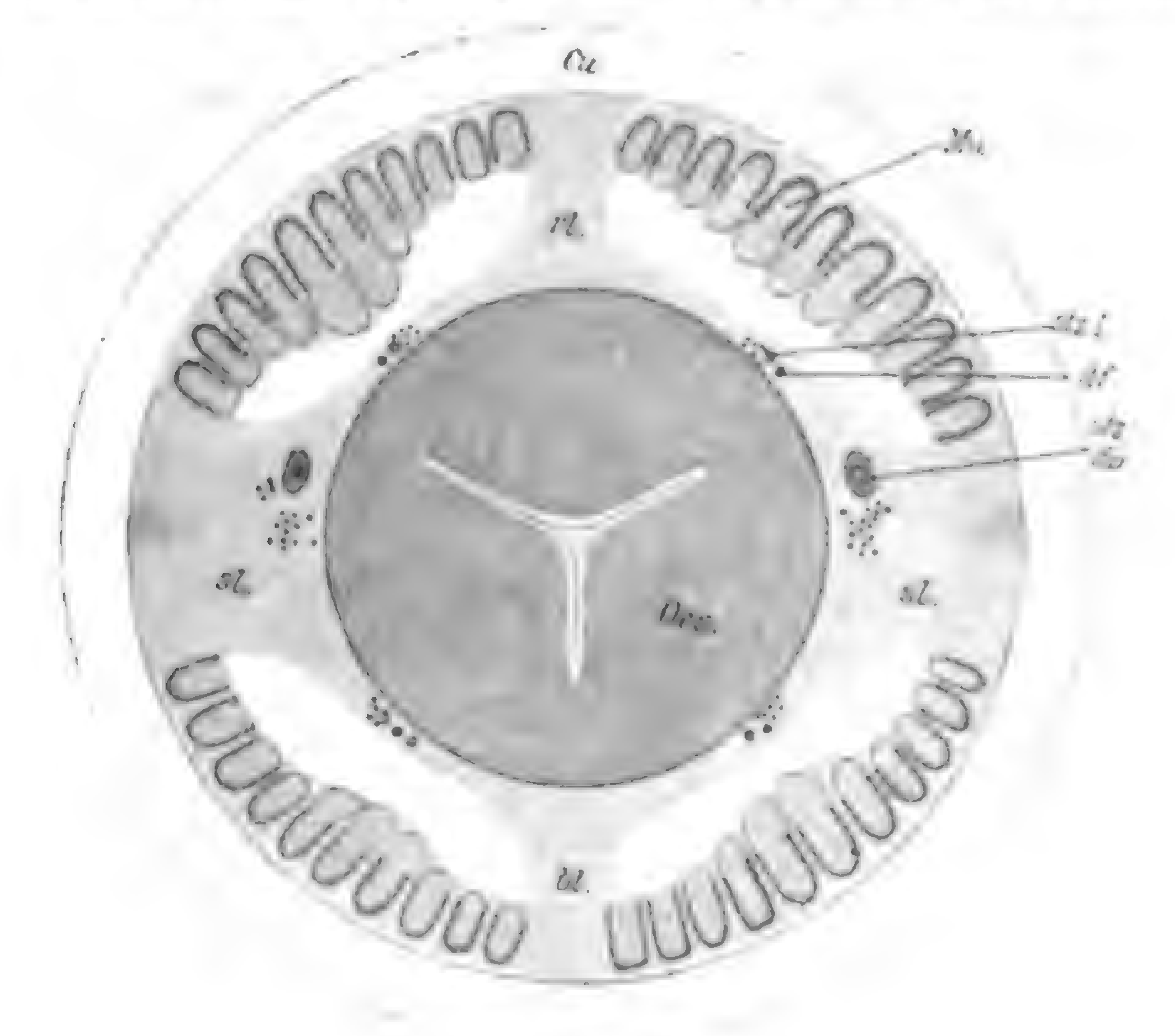
scheidet sich das Nervensystem bei beiden Formen gar nicht, indem dieselben Ganglienzellen und Nervenfasern vorhanden sind. Ein Unterschied besteht nur in der bedeutenderen Größe der Elemente bei *Ascaris megalocephala*, was für manche Untersuchungen vorteilhaft, für andre ein Nachteil ist. Im zweiten und dritten Teil dieser Untersuchung wird dann mehr auf die größere Form zurückgegriffen werden. Das Nervensystem unsres Wurmes besteht aus 1) dem Centralorgan, 2) den Längsnerven des Körpers, 3) einem Spezialcentrum für das Hinterende des Körpers, 4) den sensiblen Nerven mit den Sinnesorganen. Außerdem gehört in den Bereich einer Besprechung des Nervensystems auch die Innervierung der Muskulatur. Mir kam es in vorliegender Arbeit darauf an, ein einfach gebautes Centralorgan möglichst vollständig kennen zu lernen. Dazu ist es aber auch nötig, einmal die sensiblen Bahnen zu kennen, die zum Centrum führen, und sodann die abgehenden motorischen Nerven bis zum Muskel zu verfolgen. Das im Vorderende des Körpers gelegene Centralnervensystem von *Ascaris* nimmt nun nur die von den Sinnesorganen des Vorderendes kommenden sensiblen Nerven auf, so daß für diesen Teil der Aufgabe das Studium des Baues des Vorderendes genügt. Ferner gehen vom Centralorgan sämtliche motorische Nerven des Körpers aus, die dadurch ausgezeichnet sind, daß sie sich in bezug auf Innervierung der Muskulatur und gegenseitige Verbindungen in ihrem ganzen Verlauf gleich verhalten, so daß das Studium eines kleinen Teiles ein Bild des ganzen gibt. Wir werden demgemäß im folgenden nur die im vordersten Ende des Tieres gelegenen Teile des Nervensystems, d. i. Centralorgan, sensibles Nervensystem des Kopfes und den vordersten Abschnitt der motorischen Bahnen zu behandeln haben.

Bevor wir zur topographischen Schilderung des Nervensystems übergehen, müssen wir aber kurz den Anteil der einzelnen Organsysteme am Aufbau des Vorderendes von *Ascaris* schildern. Bekanntlich verjüngt sich das vordere Ende des drehrunden Wurmes beträchtlich zu einem spitz zulaufenden Kegel, dessen uns hier interessierender Teil etwa 1 cm lang ist. An der Spitze liegt der terminale Mund, der von drei Gewebswülsten umstellt ist, den Lippen. Eine unpaare liegt dorsal, zwei paarige ventral. Sie sind durch eine Einschnürung vom Körper abgesetzt und in ihrem Innern aus einigen wenigen merkwürdig umgebildeten Zellen aufgebaut, wie ich das früher (1903) ausführlich dargestellt habe. Auf ihnen liegen die Hauptsinnesorgane des Körpers, die Lippenpapillen, Hautsinnesorgane von charakteristischem Bau und regelmäßiger Anordnung. Die Oberlippe besitzt jederseits

eine Papille, die zwei verschieden gebaute Sinnesorgane enthält, jede Unterlippe in entsprechender Lage ein gleiches Organ. Außerdem findet sich in jeder Unterlippe ganz vorn ein weiteres solches Doppelorgan, wie aus Textfig. *A* hervorgeht, die die drei Lippen von der Fläche gesehen darstellt. Die Lippen sind wie der ganze Körper von einer dicken Cuticula überzogen, die die äußerste Schicht des Körpers darstellt. Unter ihr liegt die sogenannte Subcuticula, die zu einem eigenartigen Syncytium umgewandelte Epidermis, von der wir später mehr hören werden. Dorsal, ventral und lateral erhebt sich diese zu in den Körper vorspringenden Wülsten, die wohl richtiger als von der Epidermis aufgelagerten mesodermalen Massen gebildet angesehen werden, den Rücken-, Bauch- und Seitenlinien, deren von dem im übrigen Körper abweichendes Verhalten im Vorderende wir weiter unten



Textfig. *A*.



Textfig. *B*.

besprechen werden. Einwärts von der Epidermis folgt die Muskulatur, die durch die vier Längslinien in ebenso viele Felder geteilt wird. Sie wird aus einer Lage parallel nebeneinander stehender lang

spindelförmiger Muskelzellen gebildet. In der Achse wird das Vorderende von dem cylindrischen Oesophagus durchzogen. Zwischen ihm und der Muskulatur findet sich ein von Flüssigkeit erfüllter Spaltraum, die sog. Leibeshöhle, die aber nicht als eine solche aufzufassen ist.

Textfig. *C*.

Etwa 2 mm vom Vorderende entfernt liegen die Centralorgane des Nervensystems. Vor und kurz hinter ihnen zeigen die Körperlinien einige bemerkenswerte Besonderheiten. Während sie sonst nicht zum Darmkanal heranreichen, sondern frei in die »Leibeshöhle« vorspringen, reichen sie von hier bis zum Vorderende, zum Oesophagus, heran und sind durch mesodermale Gewebspartien um den Oesophagus herum miteinander verbunden. Es ist dies auf dem Querschnitt Textfig. *B* zu

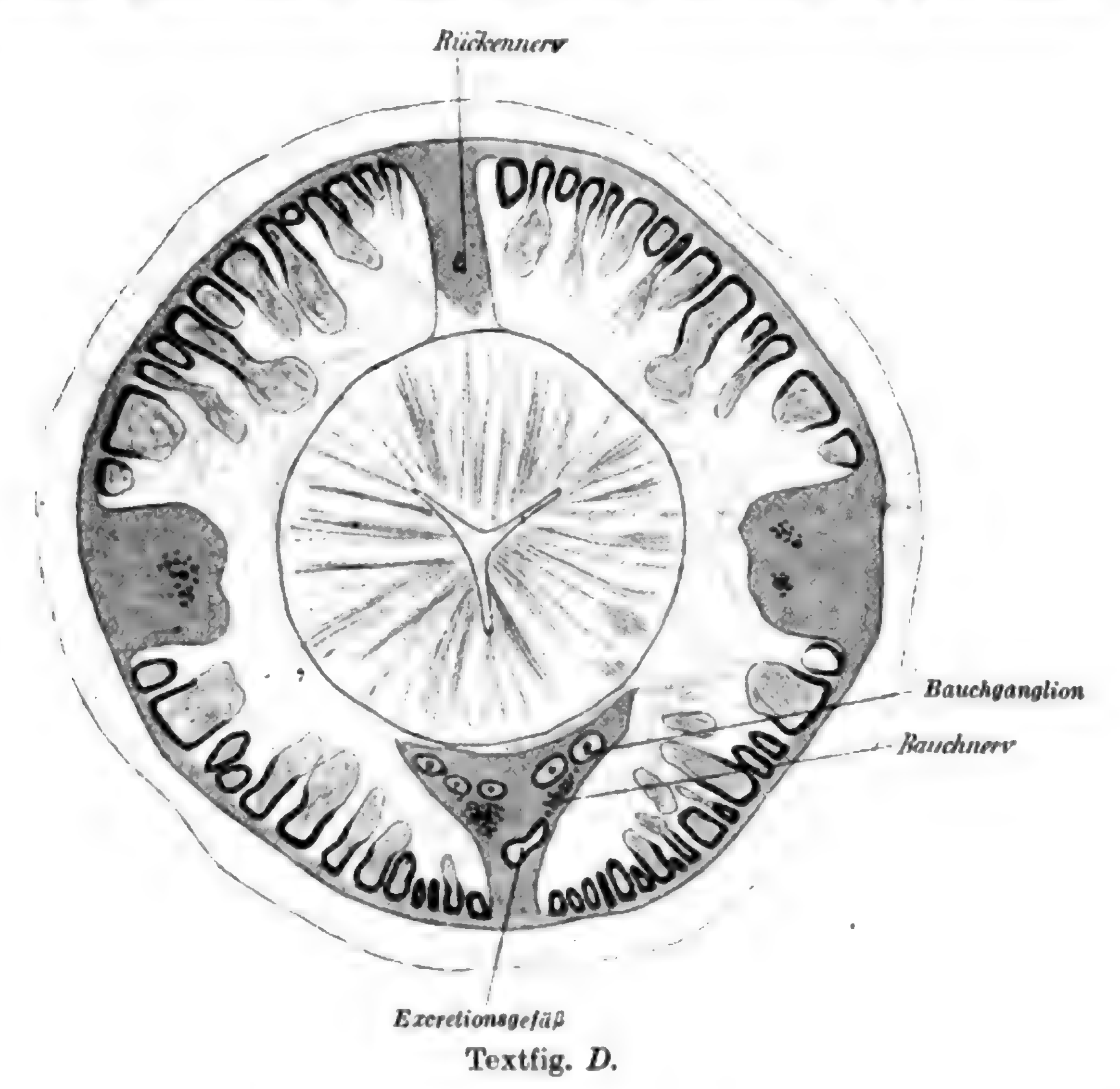
Digitized by Google

erkennen, ferner in der noch oft heranzuziehenden Fig. 13, die das Vorderende von *Ascaris* darstellt, das zwischen der rechten Seitenlinie und der Rückenlinie der Länge nach aufgeschnitten und nach Herausnahme des Oesophagus ausgebreitet wurde. Hier sieht man vorn eine Gewebspartie *gw* wie einen Vorhang ausgespannt, die die Körperlinien miteinander verbindet. Sie schließt hinten mit der Hauptcommissur, dem Nervenring, ab. Ventral setzt sich dieses Gewebe aber nach hinten fort und bildet eine schon Bütschli bekannte zweischenkelige Gewebsbrücke, die Bauch und Seitenlinie miteinander verbindet. Wir unterscheiden an ihr einen vorderen zarteren Teil, der von dem Nervenring jederseits durch ein ovales Fenster getrennt ist und einen hinteren strafferen, der sich jederseits breit an die Seitenlinien ansetzt. Beide werden in der ventralen Mittellinie durch ein großes, etwa dreieckiges Fenster getrennt, zwischen dem und dem bogenförmig abschließenden hinteren Rand der Brücke so eine weitere schmale Brücke zustande kommt. Die ganze Brücke enthält charakteristische Verästelungen des Excretionskanals, wie ich früher (1906) schilderte, die auch in Textfig. *C* (S. 87) zu sehen sind. An den beiden vorderen Schenkeln der Brücke verlaufen die beiden paarigen Ausführgänge dieses Organs und vereinigen sich in der Mittellinie zu dem die Bauchlinie schräg durchsetzenden unpaaren Ausführgang, der mit dem Porus excretorius mündet.

2. Topographie des Nervensystems.

Das Nervensystem benutzt als Lagerstätte einmal Subcuticula und Körperlinien, sodann die verschiedenen erwähnten Gewebebrücken. Seine Einlagerung in diese Teile ist aber eine sonst im Tierreich wohl nie vorkommende. Es bildet nämlich keine einheitliche Masse, ließe sich also niemals im Zusammenhang herauspräparieren, sondern ist auch grobmorphologisch in seine einzelnen Komponenten aufgelöst. Die Nervenfasern sind nur in den großen Längsstämmen und Comissuren zu Bündeln vereint, die dem übrigen Gewebe als eine Einheit gegenüber treten. Vielfach verläuft aber jede einzelne Nervenfaser für sich im umgebenden Gewebe, auch wenn sie peripher oder central zu einem einheitlichen Bündel vereinigt sind. Diese Eigentümlichkeit erschwert einigermaßen eine topographische Schilderung des Baues des Nervensystems wenigstens in bezug auf die Ganglien, die in einzelne mehr oder weniger deutlich getrennte Gruppen einzelner Ganglienzellen zerlegt sind. Man kann aber innerhalb solcher größeren Gruppen wieder kleinere zusammenfassen nach Herkunft und Schicksal der zu den betreffenden Ganglienzellen gehörigen Nervenfasern. Auf diese Weise erhält

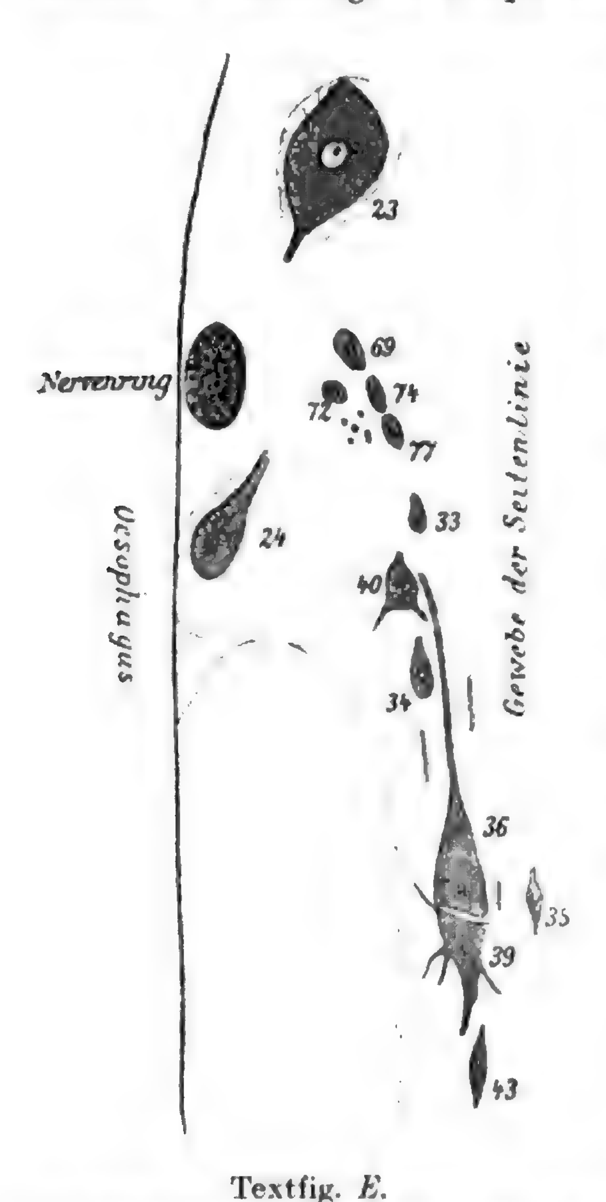
man ein Schema des Nervensystems, wie es in Fig. 1, Taf. II wiedergegegeben ist. Bei der außerordentlich geringen Zahl von Ganglienzellen, die an dem Aufbau des *Ascaris*-Nervensystems teilnehmen, ist es dabei möglich, daß für eine einzelne oder zwei Ganglienzellen ein Ganglion statuiert werden muß, ebenso wie ein Nerv nur aus einer einzigen Nervenfaser bestehen kann. Fig. 1 stellt das Vorderende von *Ascaris* mit dem blau eingetragenen Nervensystem dar; die Ganglien sind dunkler getönt. Die wiedergegebene Form der Ganglien ist natürlich, da keine richtigen geschlossenen Ganglienknötchen existieren, stark schematisch.



Textfig. *D.*

Das centrale Organ des Nervensystems, um das sich alles gruppiert, ist der sog. Nervenring, der früher für das eigentliche nervöse Centrum gehalten wurde, sich aber als eine große Commissur erwies, die Commissura cephalica, wie wir sie mit Looss nennen wollen. Sie umgibt als geschlossener Ring den Oesophagus, ihm dicht anliegend. Hinter ihm liegt auf der Bauchseite das größte und auch das einzige wahrhaft einheitliche Ganglion, das Bauchganglion oder Ganglion cepha-

licum ventrale, das mit zwei annähernd symmetrischen Schenkeln ventral dem Oesophagus aufliegt und hier die beiden die Excretionsgefäße nach vorn führenden Schenkel der beschriebenen Gewebsbrücken einnimmt. Seine Lage im Körper ist auch aus dem Querschnitt Textfig. *D* ersichtlich. Nächst ihm erscheint als eine bedeutende Ganglienmasse die Gruppe von Ganglienzellen, die in der Seitenlinie vor, neben und hinter dem Nervenring sich findet und bisher als Lateralganglion bezeichnet wurde, das wir aber seiner heterogenen Zusammensetzung wegen in mehrere Ganglien auflösen müssen. Sie sind sämtlich der Seitenlinie eingelagert, wie ein durch diese geführter Längsschnitt, Textfig. *E*, zeigt, der auch erkennen läßt, daß im Präparat die Trennung der einzelnen Ganglien nicht direkt durchführbar ist. Wir unterscheiden zunächst eine der Commissura cephalica direkt jederseits ansitzende Gruppe von Ganglienzellen als Ganglion cephalicum laterale internum. Es hat einen Abschnitt vor und einen hinter der Commissura cephalica, und von diesem letzteren ist ein besonderes kleines Ganglion abgegliedert, das Ganglion cephalicum laterale internum posterius. Während diese Ganglien in der Seitenlinie dem Oesophagus genähert liegen, findet sich ein weiteres schon mehr nach außen, ebenfalls auf der Höhe der Commissura cephalica liegend, das Ganglion nervi papillaris lateralis majoris. Die hinter diesem folgenden drei in ihrem morphologischen Aufbau sehr ungleichen Lateralganglien sind der Seitenlinie bereits da eingelagert, wo sie hinter der Commissura cephalica nicht mehr bis zum Oesophagus heranreicht. Es ist das kleine Ganglion cephalicum laterale externum anterius, das größere Ganglion cephalicum laterale



Textfig. *E*.
Die schräg stehenden Zahlen bedeuten die Numerierung der Ganglienzellen, s. u.

externum mediale und das sehr kleine Ganglion cephalicum laterale externum posterius. Gegenüber dem ventralen Hauptganglion liegt der Commissura cephalica, da wo die Rückenlinie zum Oesophagus heranreicht, dicht an das unpaare kleine Ganglion cephalicum dorsale, und jederseits dicht hinter der Commissura cephalica findet sich mitten zwischen Rücken- und Seitenlinie das sehr kleine Ganglion cephalicum subdorsale. Schließlich haben wir noch als zum Centralnervensystem hinzugehörig die nahe vor dem Nervenring in dem den Oesophagus umgebenden Gewebe gelegenen Ganglien der Papillennerven zu nennen, die im Bereich der Seitenlinien liegenden Ganglia nervi papillaris lateralis minoris, und die zwischen Rücken- bzw. Bauch- und Seitenlinie gelegenen Ganglia nervi papillaris subdorsalis und subventralis jeder Seite. In dem Schema ist schließlich noch das im Verlauf des Bauchnerven gelegene Ganglion ventrale I eingetragen, das als vorderstes und umfangreichstes peripherisches Ganglion hier noch mitbetrachtet wird.

Diese Ganglien stehen untereinander und mit den Körpernerven durch ein kompliziertes Commissurensystem in Verbindung, dessen Centrum, die Commissura cephalica, wir bereits kennen lernten. Es wurde auch bereits erwähnt, daß diese früher als das eigentliche nervöse Centralorgan betrachtet wurde, und zwar geschah dies deshalb, weil von ihr aus die Hauptnervenstämme des Körpers abgehen, die wir zuerst betrachten wollen. In der ventralen Mittellinie entspringt der mächtigste aller Nerven, der Bauchnerv oder Nervus ventralis, der vom Oesophagus aus zunächst schräg nach außen, d. i. ventral, verläuft, um dann, der Bauchlinie eingelagert, geradeswegs nach hinten zu ziehen. Wie die Abbildung auch zeigt, liegt er ventralwärts vom Ganglion cephalicum ventrale. Er ist der wichtigste motorische Nerv des Körpers. Ihm gegenüber tritt dorsal aus dem Schlundring, wieder nach außen, also dorsal vom Ganglion cephalicum dorsalis gelegen, der Rückennerv aus, der Nervus dorsalis, der ebenso in der Rückenlinie nach hinten zieht und der motorische Nerv der dorsalen Körperhälfte ist. Er ist viel schwächer als der Bauchnerv. Ferner entspringt in der ventralen Mittellinie dicht neben dem Ursprung des Nervus ventralis ein Paar kleiner Nerven, die Nervi subventrales, die in einem Arkadenbogen die Bauchlinie durchsetzen, in die Hypodermis eintreten und lateralwärts verlaufen, um, in der Nähe der Seitenlinie angelangt, nach hinten umzubiegen und geradeswegs nach rückwärts zu verlaufen. Sie sind auch in Fig. 28 zu erkennen, wenn auch nur in ihrem

ersten bogenförmigen Verlauf. Sie erscheinen in einem solchen Flächenpräparat als ungefärbte Stränge. Ein ihnen entsprechendes Nervenpaar gehört der dorsalen Körperhälfte an, die Nervi subdorsales. Sie entspringen ebenfalls direkt aus der Commissura cephalica, aber genau lateral innerhalb der Seitenlinie, die sie in einem sehr spitzen Bogen durchsetzen und in der Hypodermis dorsalwärts ziehen, um in der entsprechenden Entfernung von der Seitenlinie wieder nach hinten umzubiegen. Der weitere Verlauf dieser vier Nerven, die ebenfalls motorisch sind, ist innerhalb der Subcuticula. Man hat von besonderen Sublaterallinien gesprochen, in denen sie verlaufen, eine Erhebung der Hautschicht zu einer den lateralen und medialen Körperlinien entsprechenden Bildung findet aber nicht statt.

Auch vorn entspringen von dem Nervenring noch ein paar Nerven, die erwähnten Nervi papillares, in deren Verlauf dicht beim Nervenring je ein Ganglion eingeschaltet ist; ein Paar entspringt subdorsal, eines subventral und eines lateral, letzteres als Nervus papillaris lateralis minor bezeichnet. Sie ziehen geradenwegs nach vorn zu den Lippenpapillen und sind rein sensibler Natur. Den Längsnerven ist schließlich noch ein Nerv zuzuzählen, der in der Seitenlinie an ihrem inneren Rand in der Nähe des Excretionsgefäßes verläuft, der Nervus lateralis, der aber nicht direkt aus der Kopfcommissur entspringt, sondern mit doppelter Wurzel aus den Ganglia cephalica lateralia externa anterius und mediale seinen Ursprung nimmt, ein ziemlich schmächtiges Nervenbündel.

Wenn wir uns nunmehr dem Commissurensystem zuwenden, so haben wir zunächst solche zu erwähnen, die die Längsnerven miteinander verbinden. Ventral- und Dorsalnerv sind in ihrem ganzen Verlauf durch ein sich rechts und links asymmetrisch verhaltendes Commissurensystem verbunden, von dem aber nur die beiden vordersten in den Bereich unsrer Untersuchungen fallen. Die Commissura ventrodorsalis I. besteht in einem Nerven, der als Fortsetzung des Bauchnerven nach vorn über den Nervenring hinausläuft, in der Bauchlinie etwa halbwegs zur Lippenbasis verläuft, dann rechtwinkelig nach rechts umbiegt und in der Hypodermis im Halbkreis sich zur Dorsalseite wendet, hier wieder im rechten Winkel umbiegt und in der Rückenlinie sich rückwärts, am Nervenring vorbei, zum Rückennerven begibt. In Fig. 13 schimmert diese Commissur ebenfalls als heller Strang durch. Eine zu ihr symmetrische Commissur der linken Seite, die Hesse angibt, existiert nicht. Die Commissura ventrodorsalis II. verbindet Rücken- und Bauchnerv kurz vor dem ersten Ganglion des letzteren

Digitized by Google

und zieht in der Subcuticula der linken Seite, natürlich die Seitenlinie durchsetzend, wieder im Halbkreis vom Bauch- zum Rückennerv.

Eine weitere Commissur stellt eine direkte Verbindung zwischen Nervenring und Rückennerv her, die Commissura ventrodorsalis obliqua, wie ich sie ihres charakteristischen Verlaufes wegen nennen möchte. Sie entspringt mit dem Bauchnerv zusammen von dem Nervenring, tritt dann auf die oftmals erwähnte Gewebsbrücke über, verläuft hier zwischen den Zellen des rechten Schenkels des Ganglion cephalicum ventrale hindurch schräg nach hinten, durchsetzt schräg die Seitenlinie und tritt jetzt erst in die Subcuticula ein, um in ihr zum Dorsalnerv aufzusteigen. Auch von dieser Commissur ist in Fig. 13 ein Stück zu sehen. Sie hat vielleicht zu der in allen bisherigen Schilderungen sich findenden Verbindung zwischen Bauch- und Seitenganglion, die nicht existiert, Anlaß gegeben, vielleicht liegt dem aber auch ein später zu besprechendes besonderes Verhalten einer Ganglienzelle des Bauchganglion zugrunde. — Dieser Commissur ist eine weitere zur Seite zu stellen, die vor dem Nervenring, und zwar rechts und links symmetrisch, Bauch- und Rückenseite verbindet, die Commissura ventro-dorsalis anterior. Sie entspringt vom Nervenring ventral, gemeinsam mit der gleich zu besprechenden größten Commissur, tritt mit dieser, die Bauchlinie durchsetzend, in die Subcuticula und verläuft mit ihr halbwegs bis zur Seitenlinie (Fig. 1, 13), schwenkt dann schräg nach vorn ab, durchsetzt die Seitenlinie und verläuft in der Subcuticula auf beiden Seiten in derselben Querschnittsebene zur Rückenlinie, biegt hier rechtwinkelig nach hinten um und gelangt am Nervenring vorbei in den Rückennerv.

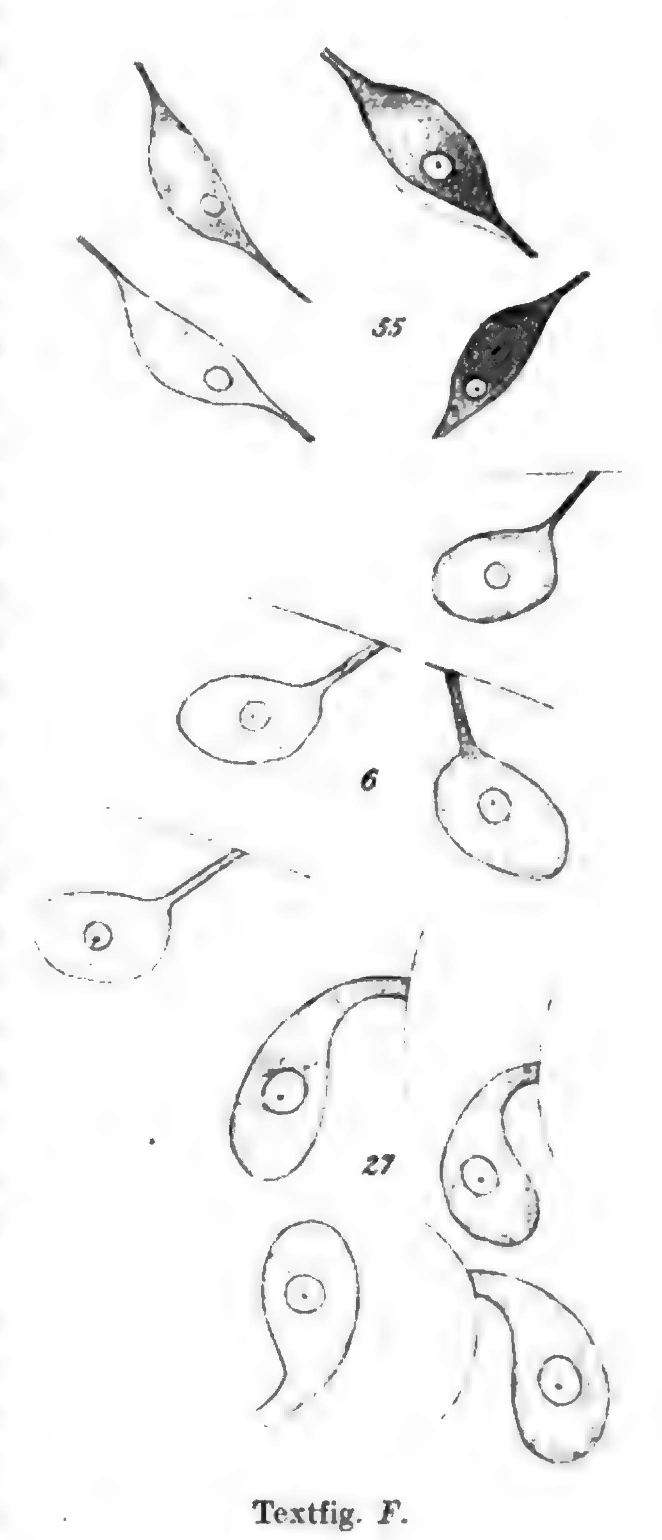
Die Centralorgane stehen untereinander und mit den peripheren Nerven vor allem durch die Hauptcommissur des Körpers, den Nervenring oder die Commissura cephalica in Verbindung. Nächst ihr kommt die Hauptbedeutung einer Commissur zu, die auf gleicher Höhe wie der Nervenring, aber innerhalb der Subcuticula verläuft. Es ist dies die Commissura cephalica ventrolateralis. Sie beginnt in der Seitenlinie mit dreifacher Wurzel. Ihre Hauptfasermasse kommt vom Ganglion nervi papillaris lateralis majoris, von dem ihr die gesamten Fasern des großen seitlichen Papillennervs zugeführt werden. Ein weiterer Stamm führt ihr Fasern vom Ganglion cephalicum laterale externum anterius zu, und ein dritter kommt vom Ganglion cephalicum laterale internum posterius. Die Gesamtheit dieser Fasern führt die Commissur im Bogen als breite Fasermasse, durch die Subcuticula verlaufend, wie Fig. 13 schön zeigt, zur Ursprungsstelle des Bauchnerven

aus dem Nervenring. Schließlich besteht noch eine sehr zarte Verbindung der Seitenganglien mit dem Bauchnerv, die Commissura cephalica ventrolateralis posterior, die das Ganglion cephalicum laterale externum posterius mit dem Bauchnerven verbindet, und zwar auf beiden Seiten symmetrisch, mit Verlauf innerhalb der Subcuticula. Zur Vervollständigung des Bildes sind schließlich noch einige Nerven zu nennen, die die verschiedenen Gangliengruppen des Lateralganglion untereinander und mit den Commissuren verbinden. Da ist ein starker Nervenstamm, der das Ganglion cephalicum laterale externum mediale mit dem Nervenring verbindet; von ihm zweigt ein kleiner Nerv ab, der die Halspapille versorgt; ferner ein zarter Nerv, der von dem gleichen Ganglion zum Ganglion cephalicum laterale externum posterius zieht. Ein dritter bildet die eine Wurzel des Lateralnerven, dessen andre Wurzel vom Ganglion cephalicum laterale externum naterius kommt. Schließlich verbindet ein sehr feiner Nervenfaden jederseits das Ganglion cephalicum laterale externum anterius mit der Commissura ventrodorsalis II. bzw. Commissura ventrodorsalis obliqua (Fig. 1).

II. Teil. Mikroskopische Anatomie.

In diesem Abschnitt soll der feinere Bau des Nervensystems unabhängig von der histologischen Struktur seiner Komponenten besprochen werden. Diese sind Ganglienzellen und Nervenfasern. Ein drittes Element, wie es in den neueren Arbeiten über Nervenanatomie seinen Spuk treibt, ein Neuropil, diffuses Elementargitter, nervöses Grau, gibt es hier sicher nicht. Wie schon in der Einleitung betont wurde, liegt bei *Ascaris* die wohl einzig dastehende Möglichkeit vor, das Nervensystem vollständig zu erforschen, d. h. jede Ganglienzelle, jede Nervenfaser und fast jede Verbindung zwischen beiden kennen zu lernen, eine Forderung, die ich nahezu zu erfüllen imstande bin. Die Voraussetzung dazu ist eine völlige Konstanz der Einzelkomponenten des Nervensystems, und sie ist in der Tat bei *Ascaris* verwirklicht. Ich habe niemals in meinen zahllosen, nach den verschiedensten Methoden hergestellten Präparaten eine Ganglienzelle oder Nervenfaser vermißt oder eine mehr gefunden. Ich fand ebenso niemals eine Zelle oder eine Verbindung in andrer Form oder andrer Lage vor als es typisch ist. Eine Ausnahme machen nur die Zellen und Fasern, die durch den Kontraktionsgrad des Körpers beeinflußt werden können und so bald verkürzt, bald gedehnt erscheinen. Natürlich muß

man auch lernen, Schrumpfungen, die bei einigen Zelltypen gern bei der Konservierung eintreten, als solche zu erkennen. Bei den kleineren Zellen fallen aber diese Punkte alle weg, und sie zeigen uns besonders deutlich die Konstanz der Form und Lage. Es sei dies gleich hier von vornherein an einem Beispiel illustriert. Textfig. *F* zeigt uns drei solche Ganglienzellen, die wir weiterhin als Zelle 27, 6 und 55 kennen lernen werden. Von jeder Zelle sind vier verschiedene Exemplare dargestellt, die teils der linken, teils der rechten Körperhälfte entstammen, alle vier aus verschiedenen Präparaten entnommen sind, und zwar Totalpräparaten wie Schnitten, von Zelle 55 sogar eine nach der lebenden Zelle dargestellt. Die verschiedene Größe hängt mit der Größe der betreffenden Tiere zusammen, auf die keine Rücksicht genommen wurde. Die mit dem Zeichenapparat angefertigten Skizzen zeigen besser als Worte die außerordentliche Konstanz der Form, die sich z. B. bei der Zelle 55 auf die für sie charakteristische Lage des Kernes, bei 6 auf den Winkel, in dem ihr Nervenfortsatz zum Nervenring tritt, erstreckt. Eine zweite Voraussetzung für eine derartige Erforschung eines Nervensystems, wie sie hier versucht wird, ist eine geringe Zahl von Komponenten, eine genügende Größe und Entfernung der einzelnen Teile voneinander. Auch dies trifft bei *Ascaris* zu, besteht doch das ganze hier behandelte Centralnervensystem aus 162 Ganglienzellen und enthalten die meisten



Textfig. *F*.

Nerven nur eine sehr geringe Zahl von Nervenfasern, die selbst mitsamt ihren Verbindungen so massig sind, daß ihr Verlauf leicht aus Schnittserien rekonstruiert werden kann.

Es sollen nun im folgenden zuerst die einzelnen Ganglien in ihrem Aufbau beschrieben werden und dann erst die Nervenstämme in ihrer Zusammensetzung, ihren Verbindungen und Beziehungen. Der erste Punkt, das Studium der Ganglienzellen, kann vollständig an guten Totalpräparaten, deren Anfertigung eingangs beschrieben wurde, ausgeführt werden. Natürlich wurden aber alle Befunde an zahlreichen Schnittserien kontrolliert.

1. Die Ganglien.

Die an dem Aufbau der Ganglien teilnehmenden Ganglienzellen sind von sehr verschiedenartigem Typus, weshalb wir der Übersichtlichkeit halber eine Einteilung vornehmen müssen. Wir werden dabei auf die histologischen Eigentümlichkeiten der Zellen keine Rücksicht nehmen, sondern nur Form, Größe und Beziehungen zu andern Teilen des Nervensystems berücksichtigen.

Als I. Gruppe seien die Centralzellen unterschieden. Sie sind die typischen Zellen des Centralorgans und mit einer Ausnahme unipolar. Sie senden stets ihren oder ihre Fortsätze zur Commissura cephalica, dem Nervenring, in den sie eintreten, ohne vorher irgendwelche Verbindung einzugehen. Die Zellen selbst stehen auch auf keinerlei andre Weise, durch Endknospen oder dergleichen, mit andern Nervenbahnen in Verbindung. Nach der Art, wie sie mit der Commissura cephalica zusammenhängen, können wir zunächst wieder zwei Gruppen unterscheiden, die direkten und die indirekten Centralzellen. Die ersteren senden ihren Nervenfortsatz oder die beiden Fortsätze auf dem nächsten Weg zum Nervenring. Der Fortsatz erscheint daher meist als ein kurzer Stiel, mit dem die Zelle am Ring befestigt ist, nur selten ist die Zelle so weit vom Ring entfernt, daß der Fortsatz als eine Nervenfaser erscheint, die von der Zelle zum Ring verläuft. Anders bei den indirekten Centralzellen. Auch sie sind sämtlich unipolar und senden ihren Fortsatz zum Nervenring. Er tritt aber niemals auf dem nächsten Wege zu diesem, sondern benutzt eine der Commissuren, um zu einem ferner gelegenen Teil des Ringes zu gelangen. Der eine Zellfortsatz ist dementsprechend von bedeutender Länge. Die Centralzellen dieser beiden Gruppen können wir dann weiterhin nach Größe und Form noch unterscheiden, und zwar haben wir unter den direkten große, mittlere und kleine. Die großen Zellen erreichen einen

Durchmesser bis 70 μ, die mittleren 30—50, und die kleinen messen höchstens 15 μ. In ihnen läßt sich eine weitere Einteilung nach der Form der Zellen durchführen: Von den großen Zellen besitzen einige, mit ihrem Fortsatz betrachtet, die Gestalt etwa eines Trichters, weshalb wir sie als chonoide Zellen einführen wollen. Sie sind nur in wenigen, aber besonders charakteristischen Zellen im Nervensystem vorhanden und stellen die größten Ganglienzellen von *Ascaris* dar. Ihre Form zeigt die Zelle 23 in Fig. 13. Ihr einer Zellfortsatz entspringt breit und massig und verjüngt sich in seinem Verlauf nur wenig. Ein weiterer Typus großer Zellen hat die Form eines Kolbens oder einer Keule. Der Körper verjüngt sich allmählich zu einem langen Fortsatz und ist bald plumper, bald schlanker. Als Beispiel für diese corynoiden Zellen dienen die Zellen 7—12 Fig. 5. Schließlich haben wir noch unter den großen direkten Zellen den Typus der Zellen, die allein von allen direkten bipolar gebaut sind. Sie hängen an ihren beiden divergierenden Fortsätzen wie ein Korb oder ein Henkelkrug, weshalb wir sie als amphoroide Zellen bezeichnen wollen (Zelle 19, 20 Fig. 3).

Unter den mittleren Zellen finden wir ebenfalls drei verschiedene Typen vor. Der eine zeichnet sich dadurch aus, daß der Zellkörper annähernd kugelrund ist und der Fortsatz unvermittelt an einem Pole entspringt; wir bezeichnen sie als lagenoide Zelle und betrachten als Typus die Zelle 26 Fig. 2. Weiterhin kommen auch hier corynoide Zellen vor, wie Zelle 18 Fig. 5 zeigt, und schließlich unterscheiden wir als dritten Typus Zellen, die nur an einem Punkt des ganzen Nervensystems auftreten, und die außer ihrem zum Nervenring tretenden Fortsatz noch eine Anzahl kurze Nebenfortsätze (Dendriten) besitzen und die nach ihrem Aussehen als aranoide Zellen bezeichnet seien (Zelle 40 Fig. 10, s. die Abb. 12 der Zelle 38).

Die kleinen Zellen schließlich können in zwei Typen geschieden werden, von denen der eine dadurch charakterisiert ist, daß die Zellen mit kurzen Stielchen direkt am Nervenring sitzen, die pyriformen Zellen (s. Zelle 1, 2, 4 Fig. 5), während die andern weiter vom Nervenring entfernten dem kolbenförmigen oder corynoiden Typus angehören (Zelle 13 Fig. 5).

Unter den indirekten Centralzellen finden wir nur große chonoide und kleine corynoide vor.

Als eine zweite Gruppe von Ganglienzellen wären solche zu betrachten, die wir unter dem Namen Commissurenzellen beschreiben wollen. Sie zerfallen in einen größeren und kleineren Typus, von denen der kleinere ausschließlich im Nervenring, der größere außerdem auch

innerhalb des Bauchnerven vorkommt. Erstere Zellen sitzen einem Nervenbündel in ähnlicher Weise auf, wie die Myoblasten der Plattwürmer den zugehörigen Muskelfasern, d. h. es gehen auf einer Seite des Körpers eine Anzahl Fortsätze aus, die mit Nervenfasern in Verbindung stehen, deren Verlauf rechtwinkelig zu ihnen ist, sie reiten sozusagen mit ihren Fortsätzen auf den Nervenfasern (Zelle 46 Fig. 2). Die großen Commissurenzellen dagegen erscheinen auf den ersten Blick als bipolare Zellen, es fällt nur auf, daß die beiden Enden sich recht wenig verjüngen. Nähere Untersuchung zeigt, daß mehrere parallele Fortsätze auf jeder Seite aus der Zelle austreten. Dazu kann noch ein Fortsatz kommen, der in rechtem Winkel von der Mitte der Zelle ausgeht (Zelle 47 Fig. 3).

Zu einer weiteren Gruppe müssen wir die Sinneszellen vereinigen. Diese Bezeichnung erscheint vielleicht auffallend für Zellen, welche den nervösen Centralorganen zugehören. Ihre Berechtigung soll an andrer Stelle diskutiert werden und hier nur gesagt sein, daß sie zu den Sinnesnerven in engster Beziehung stehen. Ihrer Natur nach sind sie sämtlich bipolar gebaut, und wir können bei ihnen wieder die Unterscheidung in direkte und indirekte Zellen durchführen, je nachdem ihr centraler Fortsatz geradenwegs zum Nervenring tritt oder erst auf dem Umwege durch eine Commissur zu ihm gelangt. Ein dritter Typus kann als direkt wie als indirekt angesehen werden. Von den Fortsätzen begibt sich nämlich einer direkt zum Nervenring, der andre gelangt auf dem Umweg durch eine Commissur dahin. Die vom Sinnesorgan kommende sensible Faser trifft rechtwinkelig auf den einen Fortsatz auf. Wir wollen deshalb die Zellen als collateralen Typus unterscheiden. — Zu einer vierten Gruppe seien schließlich einige Zellentypen zusammengestellt, die in den vorhergehenden Gruppen keinen Platz finden, da sie in ihrer Bedeutung nicht völlig klar erscheinen. Es sind sowohl große, wie mittlere und kleine Zellen, die als bipolare Zellen in den Verlauf verschiedener Längsnerven eingeschaltet sind. Wegen der Zugehörigkeit der einzelnen Zellen zu diesen verschiedenen Typen sei auf das Folgende und auf die Tabelle auf S. 109 verwiesen.

Wir können nunmehr daran gehen, den Aufbau der einzelnen oben beschriebenen Ganglien darzustellen, also sämtliche im Centralnervensystem von *Ascaris* enthaltene Zellen der Reihe nach kennen zu lernen. Es sei dabei schon vorausgeschickt, daß eine nahezu vollständige celluläre Symmetrie innerhalb des Nervensystems herrscht, daß bis auf zwei Zellen, die ausschließlich auf der rechten Körperseite vorkommen, und drei weitere Zellen, die genau in der Symmetrieebene

liegen, also beiden Seiten angehören, jede Zelle der einen Seite ihren spiegelbildlichen Partner auf der andern Seite besitzt. Die Abbildungen, mit denen wir diesen Abschnitt erläutern wollen, sind sämtlich nach Totalpräparaten angefertigt, wodurch es oft scheinen wird, daß die Trennung der einzelnen Ganglien eine ganz willkürliche ist, da die im Objekt in verschiedenen Ebenen liegenden Zellen in der Zeichnung in eine Ebene projiziert sind. Allerdings liegen aber auch bisweilen Ganglienzellen, die wir verschiedenen Ganglien zuteilen müssen, dicht beieinander und andre, die wir zum gleichen Ganglion ziehen, weit voneinander entfernt. Man wird sich also hieran nicht stoßen dürfen. Um mich in späteren Kapiteln leicht auf jede Ganglienzelle beziehen zu können, sollen sie einzeln durchnumeriert werden, und zwar erhalten die Zellen, die auf beiden Seiten spiegelbildlich sind, nur eine Nummer mit dem Zusatz r rechts oder l links oder rl rechts und links.

Sämtliche im Centralnervensystem von *Ascaris* vorkommenden Ganglienzellen sind in Fig. 13 so dargestellt, wie sie sich in einem gelungenen Flächenpräparat bei schwacher Vergrößerung präsentieren. Das Präparat wurde in der im Abschnitt »Methoden« dargestellten Weise angefertigt, und zwar wurde eines gewählt, bei dem der Hautmuskelschlauch in der Mitte zwischen Rücken- und rechter Seitenlinie aufgeschnitten worden war. Die Abbildung entspricht in den Farben ziemlich genau den Präparaten, nur daß dort der Methylenblauton der Ganglienzellen etwas heller und nicht bei allen Zellen der gleiche ist. Die Lippen wurden weggelassen, der Vorderrand des Bildes entspricht also der Lippenbasis. Schematisiert wurde nur insofern, als Überflüssiges weggelassen und die Muskulatur nur ähnlich ihrem wirklichen Verlauf eingetragen wurde, da eine genaue Wiedergabe jeder einzelnen Muskelzelle sehr mühselig und für unsern Zweck unnötig wäre. Aus dem ausgebreiteten Körper ist nichts entfernt als der Oesophagus. Die Fortsätze der Ganglienzelle sind, da bei der Methode fast ungefärbt, bei dieser Vergrößerung nicht zu sehen, der ausgebreitete Nervenring nur durch seine färbbare Scheide kenntlich, nur die in der Subcuticula verlaufenden Nerven leuchten als helle Stränge aus ihrer hellblau gefärbten Unterlage hervor. Die bei stärkerer Vergrößerung ebenfalls nach derartigen Präparaten gezeichneten Detailbilder, Fig. 2—11, stammen meist von andern Präparaten und zeigen daher die kleinen Schwankungen in den Lageverhältnissen der Zellen, die durch Kontraktionszustand und Konservierung bedingt sind.

I. Das Ganglion cephalicum ventrale. Wir beginnen mit diesem größten Ganglion, das sich durch seine Zusammensetzung auch als

das eigentliche Centralorgan erweist, das wir an Hand des Gesamtbildes Fig. 13, wie des Detailbildes, Fig. 5, studieren können. An seinem Aufbau nehmen insgesamt 33 Zellen teil, von denen eine unpaare in der Mittellinie liegt, zwei unsymmetrische ausschließlich der rechten Hälfte angehören, die übrigen 30 in je 15 links und rechts symmetrische Zellen geschieden sind. Die Gesamtheit der Zellen ist in vier Gruppen gesondert, die je nach dem Kontraktionsgrad des Tieres einander sehr genähert oder deutlich getrennt sind. Die erste liegt dicht hinter dem Nervenring, und zwar dorsal vom Ursprung des Bauchnerven in dem schmalen Teil der Gewebsbrücke, der direkt in die umhüllenden Gewebe des Nervenringes übergeht. Sie besteht aus jederseits sechs Zellen von überaus charakteristischer Form und Anordnung und vollständigster Symmetrie, die sämtlich besonders geeignet sind, das oben über die Konstanz der Zellen Gesagte zu erhärten. Fünf von ihnen gehören dem Typus der pyriformen kleinen direkten Centralzellen an, die sechste ist eine jener bipolaren Zellen unbekannter Bedeutung. Am meisten lateral liegt jederseits die Zelle 1 (rl), charakterisiert durch einen lang beutelförmigen Körper, der sich zu einem schlanken Fortsatz verjüngt, der schräg nach außen zum Nervenring tritt. Ihr benachbart ist die Zelle 2 (rl) von plumperer, birnförmiger Gestalt, deren gerader, vom Körper abgehender Fortsatz medialwärts zum Ring tritt. Näher am Ring und der Mittellinie genähert liegt die Zelle 4 (rl), von ähnlichem Aussehen wie die vorige, aber stets größer als sie und mit einem kurzen Nervenfortsatz am Ring befestigt. Ihr benachbart liegt die besonders charakteristische Zelle 6 (rl), deren Form am meisten mit einem Dudelsack zu vergleichen ist und die stets ihren kurzen Fortsatz im gleichen Winkel schräg nach außen zum Ring sendet. Nicht minder charakteristisch ist auch die kleinste Zelle dieser Gruppe, die Zelle 5 (rl), die, hinter 6 gelegen, ebenfalls ihren langen, schlanken Fortsatz schräg nach außen zum Ring schickt und in der charakteristischen Form einer holländischen Pfeife erscheint. Die einzige bipolare Zelle des Ganglions, die Zelle 3 (rl), liegt etwas tiefer zwischen den Zellen 1 und 4, hat die Spindelform der typischen Sinneszellen und sendet ihren peripheren Fortsatz schräg nach hinten in den Bauchnerv.

Die zweite Zellgruppe des Ganglion cephalicum ventrale enthält die größte Ansammlung großer Zellen im ganzen Nervensystem, die sämtlich dem Typus der corynoiden großen direkten Centralzellen angehören und auch in ihrem feineren histologischen Bau übereinstimmen. Es sind dies jederseits fünf Zellen und eine unpaare in der Mittellinie. Die letztere, Zelle 16, erscheint in Fig. 5, wie es oft der Fall ist, nach

Digitized by Google

rechts verschoben, was durch die Umbiegung einer kleinen Gewebsfalte, in der sie liegt, bei der Präparation bedingt ist. Sie ist meist ein wenig kleiner als die übrigen Zellen, die annähernd von gleicher Größe sind, höchstens daß die Zelle 9 (rl) größer erscheint. Ihre äußere Form gibt leicht zu Täuschungen Anlaß, da sie sehr von der Umgebung beeinflußbar ist und bisweilen durch seitlichen Druck lang ausgezogen erscheint. Sie sind ferner in ihrer Umgebung auf bestimmte Weise befestigt, wie wir später sehen werden, und da kommt es durch Schrumpfung bei der Konservierung oft vor, daß ein peripherer Zipfel der Zelle befestigt bleibt, während der Rest aus der Umgebung herausschrumpft, und dann werden leicht bipolare Zellen vorgetäuscht. Die Art der Befestigung im umliegenden Gewebe bringt es mit sich, daß die Zellen auch leicht Verschiebungen erleiden, so daß man die gegenseitige Lage nicht immer konstant findet, wie dies auch aus einem Vergleich von Fig. 13 und 5 hervorgeht. Immerhin kann man gewöhnlich die Zellen 7 und 8 eine vordere und 9, 10, 11 eine hintere Reihe bilden sehen. Die breit von der Zelle entspringenden und dann schlanker werdenden Fortsätze sind bei den hinteren Zellen sehr lang und ziehen schräg nach vorn geradeswegs zum Nervenring, in den sie nach innen von den Nervenfortsätzen der ersten Gruppe eintreten.

Auch die dritte Zellgruppe des Ganglions ist in ihrer Lage von den Verschiebungen der Umgebung abhängig und erscheint nur bei guter Streckung des Tieres einheitlich. Ihre Zellen liegen dann nahe beieinander, während sie sonst mehr isoliert sind. Die Gruppe ist der einzige unsymmetrische Teil des Nervensystems, indem sie links aus nur drei, rechts aus fünf Zellen besteht. Auch die Zellen dieser Gruppe sind in hohem Maße von ihrer Umgebung in der Form abhängig und täuschen daher ebenfalls gern, wenn peripher in einen Zipfel ausgezogen, bipolare Zellen vor. Auf diese Weise kommt auch die etwas unregelmäßige Form der Zellen 13 und 14 (l) zustande. Symmetrisch sind auf beiden Seiten die Zellen 13, 14 15 (rl), die dem Typus der corynoiden kleinen direkten Centralzellen angehören. Ihre Lage zu den großen Zellen der vorigen Gruppe geht aus den Fig. 28 und 5 hervor, ebenso der Verlauf ihrer langen Fortsätze medialwärts zum Nervenring. Auf der rechten Seite gehören dieser Gruppe noch an die unsymmetrischen Zellen 17 und 18 (r), von denen letztere dem Typus der corynoiden mittleren direkten Centralzellen zuzurechnen ist. Sie liegt bisweilen mehr isoliert dem hinteren Rand des die Gewebsbrücke durchbrechenden Fensters genähert. — Als vierte Gruppe müssen wir schließlich jederseits eine einzige Zelle vom gleichen Typus wie 7—11 bezeichnen, die

Zelle 12 (rl), die stets von allen Zellen des Ganglions abgesondert liegt, in der Gewebsbrücke stark lateral verschoben, oft so stark, daß sie dicht bei der Seitenlinie liegt. In stark gedehnten Tieren kann sie dann mehr als die Länge des ganzen Ganglions von den Zellen der dritten Gruppe entfernt sein. Ihr langer, in weitem Bogen zum Nervenring ziehender Fortsatz kann dann leicht als ein Nerv erscheinen, der Bauchganglion und Seitenlinie verbindet, und war vielleicht auch schon Ursache der fälschlichen Beschreibung einer derartigen Commissur.

II. Das Ganglion cephalicum dorsale. Dieses einzige dorsale Ganglion ist durch seine sehr geringe Größe ausgezeichnet, besteht es doch nur aus einem Paar großer Ganglienzellen, der Zelle 19 und 20 (Fig. 13 u. 3). Diese beiden Zellen sind die einzigen Vertreter des sog. amphoroiden Typus der großen direkten Centralzellen. Sie liegen dicht beieinander gleich hinter dem Nervenring innerhalb der Rückenlinie. Der Körper der einen ist plumper (19), der der andern (20) schlanker, erscheint bei stark gestrecktem Tier sogar bisweilen wurstförmig. In diesem Fall liegen die Zellen schief hintereinander. Die beiden nach beiden Seiten divergierenden Fortsätze, die zum Nervenring treten, sind in Fig. 3 zu sehen.

III. Die Ganglia cephalica subdorsalia sind ebenfalls sehr schmächtig und nur aus je zwei kleinen Zellen vom pyriformen Typus der kleinen direkten Centralzellen zusammengesetzt. Die beiden Zellen liegen direkt dem hinteren Rande des Nervenringes an und sind stets vergesellschaftet mit zwei Bindegewebszellen, die einen Teil der faserigen Umhüllung der Muskulatur liefern, wie ich schon früher schilderte (Goldschmidt 1906). Die eine, die Zelle 21 (rl), ist größer und plumper und sitzt mit schlankem Stiel dem Nervenring an, während die andre, Zelle 22 (rl), schlank und langgestreckt ist (Fig. 4).

IV. Die Ganglia cephalica lateralia interna. Wenn wir uns jetzt der Zusammensetzung der Lateralganglien zuwenden, so sei nochmals darauf hingewiesen, daß die Zusammenfassung einzelner Zellgruppen zu Ganglien erst auf Grund ihrer genauen Kenntnis möglich ist und nicht vollständig mit der räumlichen Lage der betreffenden Zelle sich begründen läßt. Man kann daher auch alle diese Ganglien als Teile eines großen Lateralganglion ansehen. Immerhin ist die Trennung der einzelnen Zellgruppen eine viel schärfere, als es auf den in eine Ebene projizierten Abbildungen der Totalpräparate scheinen möchte. Als Ganglia cephalica lateralia interna fassen wir eine Reihe von Ganglienzellen zusammen, die teils vor, teils neben und teils hinter dem Nervenring liegen und sämtlich direkte Centralzellen, also unipolare, ihren

Fortsatz zum Nervenring schickende Zellen sind. Es sind im ganzen sieben Zellen sehr verschiedener Form und Größe, die wir hier zusammenfassen, und die auf beiden Seiten symmetrisch vorkommen. Da ist zunächst ein Paar von Zellen, von denen die eine vor, die andre hinter dem Nervenring liegt und die beide dem Typus der chonoiden großen direkten Centralzellen angehören, von denen bereits oben gesagt wurde, daß sie die größten Zellen des ganzen Nervensystems sind. Sie sind außer in Fig. 13 in Fig. 2 dargestellt, die uns im Totalpräparat die Seitenlinienregion in der Nähe des Nervenringes zeigt, und zwar die linke von innen gesehen, und das Ganglion cephalicum laterale internum, Ganglion cephalicum laterale internum posterius, Ganglion cephalicum laterale externum anterius und die Ganglia nervi papillaris lateralis majoris und minoris einschließt. Vor dem Nervenring liegt die Zelle 23 am meisten medialwärts in der Seitenlinie und im Schnitt dicht am Oesophagus. Sie sendet ihren kräftigen breiten Nervenfortsatz schräg lateralwärts zum Nervenring, in den er von vorn eintritt. Durch die aus der Figur ersichtliche Art seines Abganges vom Zellkörper wird es bedingt, daß in den gewöhnlich verwandten Sagittal- und Frontalschnitten des Vorderendes die Zelle stets ohne ihren Fortsatz getroffen wird. Das gleiche gilt auch für die hinter dem Ring liegende Zelle 24 (rl), die der andre Repräsentant dieses Typus ist und auch in dem später zu besprechenden feineren Bau auf das genaueste mit jener übereinstimmt. Sie liegt nicht weit hinter dem Ring am Rand der Seitenlinie, da wo deren zum Oesophagus sich ausdehnendes Gewebe an das vordere Ende der sog. Leibeshöhle stößt. Ihr ebenfalls schräg lateralwärts verlaufender Fortsatz tritt seitlich in den Nervenring da ein, wo der Subdorsalnerv aus ihm entspringt. Außer diesen beiden großen Zellen gehören dem Ganglion auch zwei mittlere Zellen an, die einzigen Repräsentanten des lagenoiden Typus. Die Zelle 25 liegt stets dicht neben der Zelle 23, aber weiter lateral, zeigt den charakteristischen kugeligen Körper und schlanken, von vorn in den Ring eintretenden Fortsatz und ist auf Schnitten sogleich an ihrer überaus charakteristischen feineren Struktur zu erkennen. Die Zelle 26 könnte auch zur Aufstellung eines eignen Ganglions verwandt werden, da sie von der Gruppe, zu der wir sie rechnen, weit ab liegt. Sie liegt vorn in der Seitenlinie auf halbem Weg zwischen Nervenring und Lippenbasis und stellt die am weitesten vorn liegende Zelle des Nervensystems dar. Sie ist stets vollkommen kugelig und schickt ihren schlanken Fortsatz in der Seitenlinie zum Ring, in den er von vorn eintritt. Schließlich gehören dem Ganglion noch drei kleine Zellen vom pyri-

formen Typus an, von denen die Zellen 27 und 28 hinter dem Ring, 29 seitlich vom Ring liegt. Die am meisten lateral liegende Zelle 27 ist durch ihre ausgesprochene Retortenform charakterisiert, die besser an Schnitten zu erkennen ist (Textfig. *F*), und den für ihre geringe Größe relativ starken Fortsatz, den sie in den Nervenring schickt, während Zelle 28, die dicht bei ihr liegt und deren Fortsatz direkt neben jenem in den Ring tritt, schlank beutelförmig erscheint. Sehr charakteristisch erscheint endlich auch Zelle 29, die genau seitlich vom Nervenring liegt und von ihrem birnförmigen Körper den Fortsatz in leichtem Bogen schräg rückwärts zum Ring sendet, in den er von der Seite eintritt. Die Zelle sitzt so wie ein Glühkörper auf einem Kandelaberarm dem Ring an.

V. Die Ganglia cephalica lateralia interna posteriora sind mit den vorigen in engem topographischen Konnex und nur durch die Bedeutung ihrer Zellen von ihnen zu scheiden. Sie bestehen jederseits aus nur drei Zellen, die sämtlich dem Typus der indirekten Centralzellen angehören, also ihren einen Fortsatz nicht direkt, sondern auf Umwegen zum Ring schicken. Eine Zelle ist eine vom großen chonoiden Typus, Zelle 30 (rl), die stets mit der Zelle 24 des vorherbesprochenen Ganglion eng vergesellschaftet ist. Sie schickt ihren kräftigen Fortsatz im Bogen schräg lateralwärts durch die Seitenlinie hindurch zur Subcuticula, wo er sich der Commissura cephalica ventrolateralis zugesellt und in ihr zum Nervenring verläuft. Das gleiche gilt von dem Fortsatz der beiden andern kleinen corynoiden Zellen 31 (rl) und 32 (rl), die in der Seitenlinie genau hinter dem Beginn jener Commissur liegen, da wo die von hinten und vorn kommenden Nervenfasern sich zu ihr vereinigen.

VI. Die Ganglia cephalica lateralia externa anteriora bestehen aus jederseits vier Zellen, deren gemeinsamer Charakter ist, daß sie ihre centralen Fortsätze zur Commissura cephalica ventrolateralis schicken. Zwei von ihnen, die Zellen 33 und 34 (rl) (Fig. 13 u. 10), sind Centralzellen, also unipolar und gehören somit dem Typus der kleinen indirekten Centralzellen an. Die Zelle 35 (rl) ist eine kleine bipolare Zelle, die ihren peripheren Fortsatz in der Seitenlinie nach hinten schickt und die wir zur Gruppe der nicht näher zu charakterisierenden Zellen stellen müssen. Auch die vierte Zelle 36 (rl) ist bipolar, aber von sehr bedeutender Größe und schickt ihre mächtigen Fortsätze ebenfalls nach vorn zur Commissur und nach hinten in die Seitenlinie.

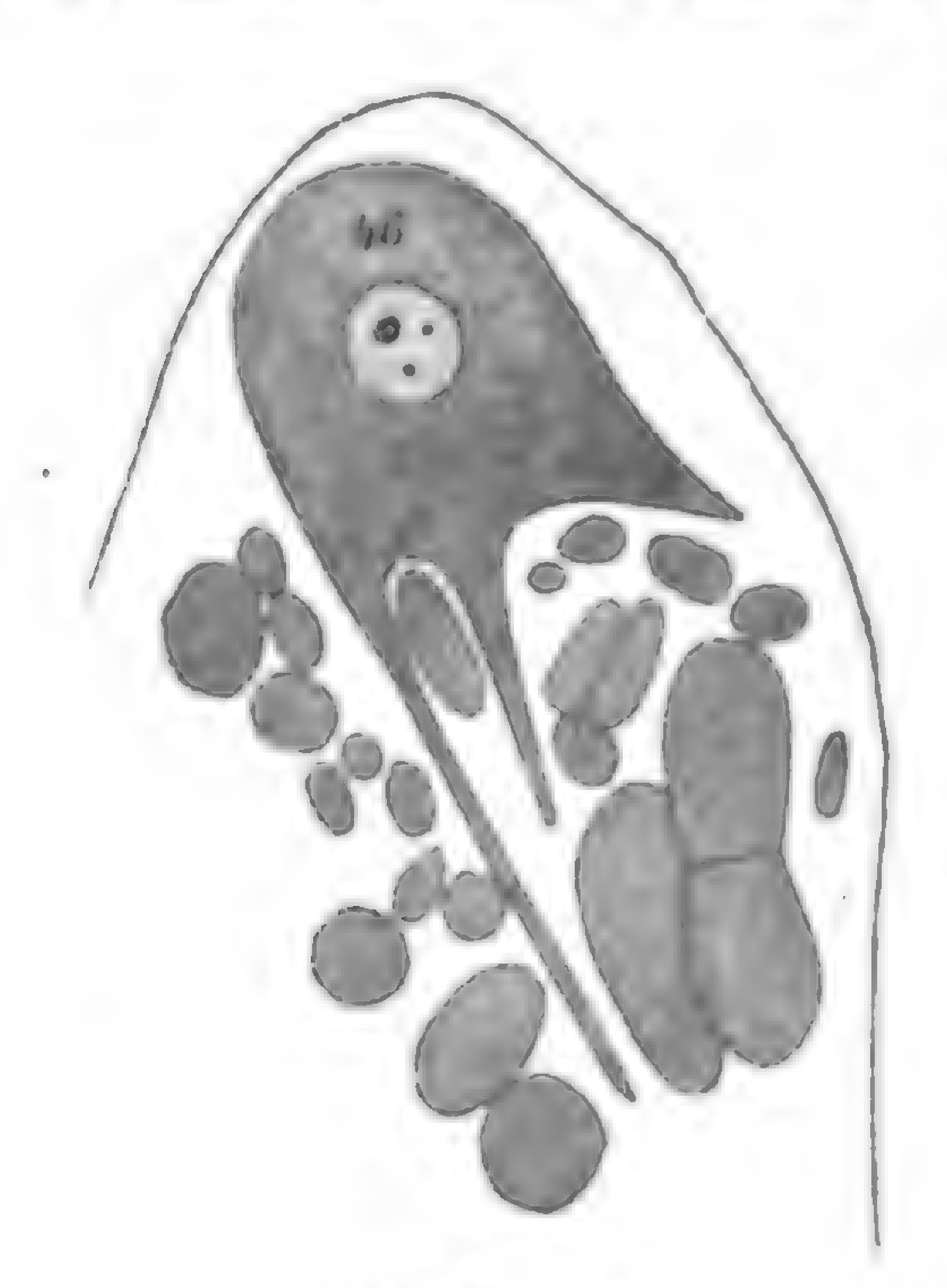
VII. Die Ganglia cephalica lateralia externa medialia sind die größten von den drei äußeren Lateralganglien und enthalten jederseits sieben Zellen, denen gemeinsam ist, daß sie einen centralen

Fortsatz zum Nervenring schicken. Die größte Zelle ist die Zelle 37 (rl), überhaupt eine der größten Zellen des ganzen Nervensystems. Sie gehört dem Typus der großen corynoiden direkten Centralzellen an, und schickt ihren kräftigen Fortsatz geradeswegs zum Ring, in den er von der Seite eintritt. Ihr benachbart liegen drei Zellen 38, 39 und 40 (rl), die im Totalpräparat spindelförmig mit nicht ganz klaren Konturen erscheinen und die alle den merkwürdigen aranoiden Typus des Baues repräsentieren, charakterisiert durch das Vorhandensein einer Anzahl vom Zellkörper abgehender Nebenfortsätze, von denen wir später Näheres hören werden. Die Zelle 38 ist dabei gleichzeitig Vertreter des collateralen Sinneszellentypus, indem von ihrem centralen Fortsatz im rechten Winkel der Nerv für die Lateralpapille abbiegt. Sie ist ebenso wie 39 bipolar, wenn man nur die Hauptfortsätze berücksichtigt, und ihre centralen wie peripheren in der Seitenlinie nach hinten verlaufenden Fortsätze liegen stets dicht beieinander. Die Zelle 40 ist kleiner und zeigt den aranoiden Typus nicht so ausgesprochen wie die beiden andern. Sie ist eine direkte Centralzelle. Zu dem Ganglion gehören weiterhin die kleinen direkten corynoiden Centralzellen 41 und 42 (rl) und die kleine bipolare Zelle 43 (rl), die ihren centralen Fortsatz zum Ring, den peripheren in der Seitenlinie nach hinten schickt. Das Schicksal der peripheren Fortsätze aller dieser Zellen werden wir bei Betrachtung des Faserverlaufs kennen lernen.

VIII. Die Ganglia cephalica lateralia externa posteriora sind die kleinsten der Lateralganglien, indem sie jederseits nur aus zwei kleinen Zellen bestehen, den Zellen 44 und 45 (rl). Diese sind kolbenförmig, liegen dicht beieinander und senden ihren einen Fortsatz durch die Seitenlinie hindurch zur Commissura cephalica ventrolateralis posterior. Da sie auf diesem Wege zum Nervenring gelangen, gehören sie dem Typus der kleinen indirekten Centralzellen an.

IX. Die Commissurenganglien. Unter dieser Bezeichnung wollen wir die Ganglienzellen besprechen, die sich innerhalb der Kopfcommissur, des Nervenringes befinden. Es sind im ganzen vier Zellen, die genau symmetrisch angeordnet sind, je eine lateral und je eine ventral und dorsal. Ihrem Bau nach sind die beiden lateralen einander gleich und ebenso die ventrale und dorsale. Die beiden lateralen, die Zellen 46 (rl), repräsentieren den Typus der kleinen Commissurenzellen. Sie sind außer in Fig. 13 auch in Fig. 2 zu sehen, in letzterer scheinbar außerhalb des Nervenringes liegend, aus dem sie im Präparat ein wenig hervorgepreßt war. Die Zelle liegt ziemlich genau in der Frontalebene und innerhalb des Nervenringes an dessen vorderem

Rand, wie auf dem Querschnitt durch einen Teil des Ringes, Textfig. *G*, zu erkennen ist. Dort ist auch ein Teil ihrer Fortsätze getroffen, die in der aus dem Bild hervorgehenden charakteristischen Weise zu den Nervenfasern der Commissur treten, wovon wir später mehr hören werden. Die einander entsprechenden dorsalen und ventralen Zellen repräsentieren den Typus der großen Commissurenzellen. Sie liegen im Ring an dessen vorderer und äußeren Seite, haben etwa Spindelform und sind an ihren beiden Polen im Totalpräparat nicht scharf begrenzt, was daher rührt, daß sie hier in einen eigenartig gestalteten Fortsatz übergeht, von dem wir später hören werden. Die dorsale Zelle 47 ist die größere und zeigt oft deutlich einen unvermittelt vom Körper in der Nähe des Kernes entspringenden Fortsatz, der in den Nervus dorsalis eintritt (Fig. 3). Die ventrale Zelle 48 ist kleiner, ausgesprochener spindelförmig und läßt den in den Bauchnerv eintretenden Fortsatz im Totalpräparat meist nicht erkennen (Fig. 5). Eine erschöpfende und einwandfreie Schilderung dieser ganz besonders merkwürdigen Zellen kann aber erst im Zusammenhang mit dem Bau des Nervenrings gegeben werden.



Textfig. *G*.

Anhangsweise sei hier noch eine Zelle erwähnt, die im Nervensystem sonst einzig dasteht, da sie in den Ursprung eines Längsnerven eingeschaltet ist. Es ist dies die bipolare spindelförmige Zelle 49 (rl), die den Habitus einer Sinneszelle hat, aber in eine der den Nervus subdorsalis zusammensetzenden Nervenfasern kurz nach ihrem Ursprung vom Ring in der Seitenlinie eingeschaltet ist (Fig. 2).

X. Die Ganglia nervi papillaris subdorsalis und subventralis. Wir wenden uns nunmehr den Sinnesganglien zu und beschreiben die sie zusammensetzenden Ganglienzellen, ohne zunächst ihren physiologischen Wert zu berücksichtigen, den wir erst später diskutieren wollen. Es sei nur bemerkt, daß man diese Zellen auch als Sinneszellen und nicht als Ganglienzellen bezeichnen könnte. Die vier hier zu besprechenden Ganglien sind in ihrem Aufbau völlig identisch und paarweise spiegelbildlich gleich, so daß das linke subdorsale Ganglion

Digitized by Google

sein Spiegelbild in dem rechten subdorsalen, aber auch in dem linken subventralen Ganglion hat. Es ist dies dadurch möglich, daß die sieben jedes dieser Ganglien zusammensetzenden Zellen in ihrer Form wie in ihrer gegenseitigen Lage eine ganz unglaubliche Konstanz zeigen, wie man sich besonders schön überzeugen kann, wenn man ein solches Ganglion, was bei einiger Übung leicht gelingt, mit einem feinen Messerchen herausschneidet. Als Beispiel diene das rechte subventrale Ganglion, das in Fig. 11 abgebildet ist. In Fig. 13 erscheinen die Zellen bei der gewählten schwachen Vergrößerung ziemlich undeutlich. Die Zellen des Ganglion sind stets in zwei Gruppen geteilt, von denen die eine fünf, die andre zwei Zellen zählt. Sämtliche gehören dem Typus der direkten Sinneszellen an. In der ersten Gruppe fällt vor allem eine Zelle auf, die Zelle 50, die nur als eine sehr unbedeutende spindelförmige Anschwellung einer sehr dicken Nervenfaser erscheint. Es ist dieselbe Faser, die ich in einer früheren Arbeit (1903) beschrieben habe als zu dem lateralen Submedialorgan gehörig und von der ich irrtümlicherweise angab, daß sie zum Nervenring gelange, ohne in eine Zelle einzutreten. Es kam dies durch die ausschließliche Verwendung von Schnittpräparaten, in denen dieser Kern sehr leicht übersehen wird. In ihrer Nähe liegt eine Zelle, die ebenfalls als spindelförmige, aber wesentlich stärker markierte Anschwellung einer Nervenfaser erscheint und durch ihren im Verhältnis zum Zellleib relativ kleinen Kern auffällt, die Zelle 51 (rl). Sie wird beiderseits flankiert von je einer kleinen spindelförmigen Zelle 52 (rl) und 53 (rl), von denen die letztere an ihrer medialen Seite stets eine bauchige Auftreibung zeigt. An sie setzt sich eine Gliafaser zipfelförmig an, so daß oft auf Totalpräparaten der Eindruck erweckt wird, als ob hier ein dritter Nervenfortsatz seitlich austrete. Schließlich gehört zu dieser Gruppe noch die Zelle 54 (rl), die viel größer erscheint und an ihrer inneren Seite in der aus der Figur ersichtlichen Weise bauchig vorgewölbt erscheint. Alle diese Zellen liegen nicht weit vor dem Nervenring, in den ihre centralen Fortsätze nahe beieinander eintreten, während die peripheren sich zu einem Nervenbündel vereinigen, dem betreffenden Papillennerv. Diesem gehören auch die peripheren Fortsätze der beiden Zellen der zweiten Gruppe an, die aber, kurz bevor sie zu ihren Zellen gelangen, lateralwärts abbiegen, so daß die Zellen stets von den andern isoliert liegen. Zwischen den beiden Gruppen zieht die kräftige Stützfaser *st* hindurch, deren genaues Verhalten ich in einer früheren Arbeit schilderte. Besonders charakteristisch ist die Zelle 55 (rl) durch ihre Vogelkopfform und die Lagerung des Kernes in dem schmalen peripheren Teil der Zelle, während die Zelle 56 (rl)

gewöhnliche Spindelform aufweist. Ihre centralen Fortsätze ziehen parallel zueinander schräg nach hinten und treten da in den Nervenring ein, wo die Stützfaser in dessen Hüllgewebe übergeht. Die subdorsalen entsprechenden Ganglien bedürfen nach dem vorausgehenden keiner besonderen Schilderung, ihre Zellen seien in der gleichen Reihenfolge 57—63 (rl) genannt.

XI. Die Ganglia nervi papillaris lateralis minoris finden sich in ähnlicher Weise wie die vorigen dem betreffenden Papillennerven kurz vor dem Nervenring eingeschaltet. Sie liegen innerhalb der Seitenlinie, und zwar innen, nahe dem Oesophagus. Sie bestehen jederseits aus vier spindelförmigen Zellen vom Typus der direkten Sinneszellen. Sie liegen ziemlich weit voneinander entfernt auf die ganze Breite der Seitenlinie verteilt, was auch vom Eintritt ihrer centralen Fortsätze in den Ring gilt. Die größte, auch etwas bauchig ausgebuchtete Zelle 64 (rl) liegt am weitesten vorn, dahinter die Zellen 65 (rl) und die kleinere 66 (rl) und ganz nahe beim Ring und am meisten lateral die Zelle 67 (rl) (Fig. 2 und 13).

XII. Die Ganglia nervi papillaris lateralis majoris sind die letzten zum eigentlichen Centralnervensystem gehörigen Ganglien. Sie liegen jederseits seitlich und hinter dem Nervenring in der Seitenlinie und bestehen aus je elf wieder rechts und links genau symmetrischen Zellen. Sämtliche repräsentieren den Typus der indirekten Sinneszellen, da ihre peripheren Fortsätze von einem der Lippensinnesorgane kommen, die centralen dagegen in der Commissura ventrolateralis zum Ring verlaufen. Die Zellen liegen sämtlich eng beieinander, zu einem Ganglienknötchen vereinigt und sind in drei Gruppen zu sondern. Die erste umfaßt drei Zellen, die am weitesten nach vorn liegen, genau spindelförmig sind und relativ groß erscheinen, die Zellen 68 (rl), 69 (rl), 70 (rl) (Fig. 2 und 6). Die zweite Gruppe liegt hinter dieser und umfaßt vier Zellen, die bei sonst gleichem Bau sich nur durch ihre geringere Größe von jenen unterscheiden, die Zellen 71 (rl), 72 (rl), 73 (rl), 74 (rl). Die dritte Gruppe umfaßt ebenfalls vier Zellen, die in einer Reihe am meisten hinten liegen und durch eine besondere Gestalt charakterisiert sind. Ihr peripherer Fortsatz kommt je von vorn, der centrale biegt lateralwärts ein, weshalb die Abgangsstellen der Fortsätze einander sehr genähert sind, und an ihnen hängt der eigentliche Zellkörper wie ein Beutel. Seine Form ist von dem Dehnungszustand abhängig und ist in mittlerem Zustand aus Fig. 2 zu ersehen, in extremer Ausbildung aus dem Schnitt Fig. 6, der diese vier Zellen enthält, ferner 69 und 70 und die direkte Centralzelle 27. (Fig. 6 ist in der Reproduktion auch im

	Gangl. cephalicum ventrale	Gangl. cephalicum dorsale	Ganglia cephalica subdorsalia	Ganglia cephalica lateralia interna	Ganglia cephalica lateralia interna posteriora	Ganglia cephalica lateralia externa anteriora	Ganglia cephalica lateralia externa medialia	Ganglia cephalica lateralia externa posteriora	Commissurenganglien	Ganglia nervi papillaris subdorsalis u. subventralis	Ganglia nervi papillaris lateralis minoris	Ganglia nervi papillaris lateralis majoris
I. Centralzellen:												
1. Direkte												
A. Große												
a. Chonoide	—	—	—	23, 24 (rl)	—	—	—	—	—	—	—	—
b. Corynoide	7—12 (rl), 16	—	—	—	—	—	37 (rl)	—	—	—	—	—
c. Amphoroide	—	19, 20	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
B. Mittlere	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
a. Lagenoide	—	—	—	25, 26 (rl)	—	—	—	—	—	—	—	—
b. Corynoide	18 (r)	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
c. Aranoide	—	—	—	—	—	—	40 (rl)	—	—	—	—	—
C. Kleine	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
a. Pyriforme	1, 2, 4, 5, 6 (rl)	—	21, 22 (rl)	27—29 (rl)	—	—	—	—	—	—	—	—
b. Corynoide	17 (r) 13-15 (rl)	—	—	—	—	—	41, 42 (rl)	—	—	—	—	—
2. Indirekte	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
A. Große	—	—	—	—	30 (rl)	—	—	—	—	—	—	—
B. Kleine	—	—	—	—	31, 32 (rl)	34 (rl) 33 (rl)	—	44 (rl) 45 (rl)	—	—	—	—
II. Commissurenzellen:	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
A. Große	—	—	—	—	—	—	—	—	47, 48	—	—	—
B. Kleine	—	—	—	—	—	—	—	—	46 (rl)	—	—	—
III. Sinneszellen	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
A. Direkte	—	—	—	—	—	—	—	—	—	50—63 (rl)	64—67 (rl)	—
B. Indirekte	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	68—78 (rl)
C. Collaterale	—	—	—	—	—	—	38 (rl)	—	—	—	—	—
IV. Zellen keiner der obigen Gr.:	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
A. Große	—	—	—	—	—	36 (rl)	—	—	—	—	—	—
B. Mittlere	—	—	—	—	—	—	39 (rl)	—	—	—	—	—
C. Kleine	3 (rl)	—	—	—	—	35 (rl)	43 (rl)	—	49 (rl)	—	—	—

Digitized by Google

Ton der Methylenblau-Totalpräparate wiedergegeben, aber nur aus praktischen Gründen, da sie nach einem nach CAJALS Silbermethode hergestellten Schnitt gezeichnet ist.) Die Zellen seien von innen nach außen 75 (rl), 76 (rl), 77 (rl), 78 (rl) genannt und noch bemerkt, daß mit ihrer Beutelform auch eine interessante Besonderheit ihrer feineren Struktur zusammenhängt, die im histologischen Teil beschrieben wird.

Damit haben wir die Zusammensetzung der einzelnen Ganglien des Centralnervensystems kennen gelernt und damit sämtliche an dessen Aufbau teilnehmende Ganglienzellen. Der bequemen Orientierung halber seien sie nochmals in der vorstehenden Tabelle zusammengestellt, in der die horizontalen Reihen sich auf den Typus der mit ihrer Nummer bezeichneten Zelle beziehen, die vertikalen auf das Ganglion, dem die betreffende Zelle angehört.

Im Anschluß an das eigentliche Centralnervensystem sei zum Schluß noch das vorderste Ganglion des Bauchnerven besprochen, das wir der Vollständigkeit halber in den Kreis unsrer Betrachtungen ziehen müssen. Innerhalb des Bauchnerven liegen nämlich in gewissen Abständen Ganglienzellen eingeschaltet, und zwar in größerer Zahl als man früher annahm, wie aus Fig. 9 und 8 hervorgeht, die den vordersten Abschnitt des Bauchnerven darstellen. Zu einer als Ganglion zu bezeichnenden einheitlichen Gruppe schließen sie sich aber nur nahe hinter dem Centralnervensystem, hinter der Commissura ventrodorsalis II zusammen. Hier bildet auch die Bauchlinie eine spindelförmige Anschwellung, die dieses Ganglion ventrale I. enthält. Es wird aus 13 Zellen ungleicher Größe gebildet, die alle, wo sie in den Verlauf von Nervenfasern eingeschaltet sind, Spindelform haben (Fig. 13 u. 9). Vorn liegen drei kleinere schlanke Zellen, die Zellen 79, 80, 81, auf die zwei ebensolche etwas größere folgen, 82 und 83. Hinter ihnen folgen zwei große spindelförmige Zellen 84 und 85, in deren Nähe drei riesengroße Zellen 86, 87, 88 liegen, die sich immer nahe beieinander finden und an ihren Enden nicht deutlich in einen Fortsatz übergehen, wie die kleineren Zellen. Auf sie folgt wieder eine große, eine mittlere und eine kleine spindelförmige Zelle (89, 90, 91). Die Beziehungen aller dieser Zellen zu den Nervenfasern des Bauchnerven werden wir später kennen lernen. Ihre gegenseitige Lage schwankt natürlich auch nach dem Kontraktionszustand des Tieres. Hinter diesem Ganglion liegen die Zellen dem Bauchnerven nur vereinzelt eingelagert, höchstens in Gruppen von zweien oder dreien; es zeigt dies bei schwacher Vergrößerung Fig. 8, die den Bauchnerven in seiner Fortsetzung im Anschluß an Fig. 9 zeigt. Wir gehen auf diese Zellen nicht weiter ein, weil für unsre Aufgabe das

Nervensystem bloß bis zu dem noch den Centralorganen anzugliedernden Ganglion ventrale I. reicht. In andre Längsnerven des Körpers sind niemals Ganglienzellen eingelagert.

Somit besteht das ganze Centralnervensystem von *Ascaris* aus 162 Ganglienzellen mit den zugehörigen, ausschließlich ihre Fortsätze darstellenden Nerven.

2. Die Nerven und Commissuren.

Wenn wir uns jetzt der Betrachtung der mit diesen Ganglienzellen des Centralnervensystems zusammenhängenden Nervenfasern zuwenden, so müssen ein paar orientierende Bemerkungen erst vorausgeschickt werden. Alle Commissuren wie auch Längsnerven sind aus einer konstanten Zahl von Nervenfasern zusammengesetzt. Eine jede von ihnen ist charakterisiert durch ihre Lage, ihren Umfang wie durch ihren feineren Bau und ihre typischen Verbindungen. Die letzteren bieten der Erforschung ja dadurch ein besonders günstiges Objekt, daß sie breit und massiv sind. Dendritische Verästelungen der Nervenfasern, die dann nur in großen Zügen dargestellt werden könnten, gibt es außer teilweise im Nervenring nicht. So wie die Fasern selbst starke, zum Teil sogar mächtige plasmatische Stränge sind, so sind es auch ihre Verbindungen. Mit den gewohnten Begriffen des Achsencylinders, der Verästelungen der unendlich feinen Nervenfäserchen darf man nicht an dieses Objekt herantreten. Die massige Ausbildung der Nervenfasern und ihre geringe Zahl ist natürlich ein sehr günstiger Umstand, der es erlaubt, jeden Nerven aus Schnittserien im Detail zu rekonstruieren und diese Rekonstruktionen mit den Ergebnissen von Totalpräparaten zu vergleichen. Eine Besonderheit fällt dabei stets besonders in die Augen, die ganz ungleiche Stärke der Nervenfasern. Da gibt es solche, die den Durchmesser großer Ganglienzellen haben und die als breite plasmatische Bänder erscheinen neben sehr zarten, dünnen Fädchen. Je ein und dieselbe Faser kann in verschiedenen Teilen ihres Verlaufes verschieden stark sein. Im großen und ganzen kann man sagen, daß die sensiblen Fasern meist, mit wenigen Ausnahmen, zart sind, während die motorischen nicht unter ein gewisses Kaliber heruntergehen und ausschließlich die riesigen Fasern enthalten; auch die Commissurenfasern sind meistens kräftig. Darin aber sind die größten wie die kleinsten Fasern gleich, sie sind nichts als Fortsätze von Ganglienzellen. Einige Fasern lassen sich auf sehr bedeutende Strecken ihres Verlaufs verfolgen, ohne daß sich darin etwas ändert. Es gibt weder eingeschaltete Nervenzellen, noch irgendwelche mit den

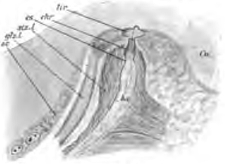
SCHWANNschen Kernen vergleichbare Gebilde, die für die Entstehung der Nervenfasern verantwortlich gemacht werden können. Es ist also dieser Teil der Neuronenlehre, die Zusammensetzung des Nervensystems aus ausschließlich Ganglienzellen und ihren Fortsätzen hier verwirklicht. Wie es mit der Verbindung der Neurone steht, wird sich im Verlauf der folgenden Darstellung zeigen. Im wesentlichen gehen diese innerhalb des Schlundringes vor sich, in den alle Nerven, wie alle Fortsätze von Ganglienzellen direkt oder indirekt gelangen. Nur einige wenige Neurone treten außerhalb des Schlundringes miteinander in Zusammenhang. Es wird sich deshalb auch im folgenden als praktisch erweisen, zunächst die Zusammensetzung usw. der Nerven und Commissuren bis zum Eintritt in den Schlundring zu besprechen und dann erst den Aufbau dieser Centralcommissur zu schildern. Der Besprechung sei die halbschematische Fig. 14 zugrunde gelegt. Dieses Bild ist wieder ebenso erhalten wie Fig. 13, indem der Hautmuskelschlauch subdorsal rechts der Länge nach aufgeschnitten gedacht ist und ausgebreitet. Alle Nervenfasern sind in ihrem Verlauf bis zum Nervenring dargestellt, was hier mit ihnen geschieht, wird erst im zweiten Teil dargestellt werden. Von Ganglienzellen sind nur die in den Verlauf eines Nerven eingeschalteten gezeichnet und ferner die indirekten Centralzellen. Die verschiedene Dicke der Nervenfasern entspricht annähernd der Wirklichkeit, soweit es bei der geringen Vergrößerung durchführbar ist. Die in einem Bündel dicht zusammengepackt verlaufenden Fasern sind auseinander gelegt dargestellt. Ferner ist in Rücksicht auf den Raum das ganze Bild in der Längsausdehnung verkürzt, wie ein Vergleich mit Fig. 13 lehrt. Alle mit gleicher Farbe gezeichneten Fasern gehören einem System an, d. h. sie sind in irgend einer Weise außerhalb des Ringes kontinuierlich ineinander übergehend. Schwarz punktiert sind die Fasern, die bei relativ einfachem Verlauf nur einmal im Nervensystem vorhanden sind. Fasern, die in ganz gleicher Weise mehrmals im Nervensystem vorhanden sind, sind nur einmal gezeichnet und schwarz schraffiert. Dies trifft zu für die sublateralen Sinnesnerven, deren sieben Fasern nur durch eine repräsentiert sind, ferner für die elf Fasern des großen lateralen Papillennerven, für die indirekten Centralzellen der Seitenganglien, vertreten durch die Zelle 31, für alle im Bauchnerven glatt durchlaufenden Fasern, wie die zu einer einfachen bipolaren Zelle des hinteren Bauchganglions tretenden, endlich für die Subdorsal- und Subventralnerven. Es sind daher von folgenden Nerven und Commissuren sämtliche Komponenten eingetragen: Nervus dorsalis, Nervus lateralis dexter et sinister, Commissura ventrodorsalis I und II, Com-

missura ventrodorsalis obliqua, Commissura ventrodorsalis anterior dextra et sinistra. Endlich sind im Rückennerv noch die Stellen, an denen Muskelinnervierung stattfindet, durch ein Kreuz bezeichnet. Alles Weitere wird sich aus der folgenden Schilderung ergeben. Die wirklichen, nicht schematisierten Verhältnisse ergeben sich dann leicht aus dem Vergleich mit den abgebildeten Schnitten usw.

a. Sensible Nerven.

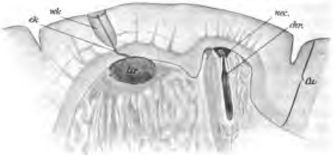
Um eine vollständige Schilderung des Nervensystems zu geben, muß ich in diesem Abschnitt manches wiederholen, was ich schon in einer früheren Arbeit (Goldschmidt 1903) schilderte; es werden dabei aber auch manche dort vorhandene kleine Irrtümer berichtigt, sowie die frühere Darstellung in vielen Punkten ergänzt werden. Die Sinnesorgane, von denen sensible Nerven zum Centralorgan treten, liegen größtenteils in den Lippen, Lippenpapillen, nur ein Paar, die Halspapillen, liegen hinter dem Nervenring. Die Sinnesorgane sind sämtlich als freie Nervenendigungen aufzufassen, da keinerlei periphere Sinneszelle vorhanden ist. Die Nervenfaser endet dicht unter oder an der Oberfläche der Cuticula mit einem besonderen specifischen Endorgan, dessen Bau früher eingehend behandelt wurde. Wir unterscheiden an den Lippen einmal vier symmetrische Papillen, von denen jede Unterlippe eine, die Oberlippe je zwei enthält; jede dieser Submedianpapillen enthält zwei verschiedene Nervenendigungen, das mediale und laterale submediane Lippensinnesorgan. Außerdem findet sich auf jeder Unterlippe ganz vorn ein Sinnesorganpaar, das dorsale und ventrale Lateralsinnesorgan der Unterlippe. Die Submedialorgane senden ihre Nervenfasern durch die subdorsalen und subventralen Sinnesnerven zu den betreffenden Ganglien, den Ganglia nervi papillaris subdorsalia und subventralia. Und zwar kommt von jedem lateralen Submedianorgan eine relativ dicke Nervenfaser, die dickste des ganzen Nerven, nachdem sie in der Cuticula das Endorgan gebildet hatte, das in Textfig. *H* (S. 114) nach meiner früheren Mitteilung reproduziert ist. Dort hatte ich angegeben, daß diese Nervenfaser direkt zum Ring tritt, ohne vorher mit einer Sinnes- oder Ganglienzelle in Verbindung zu treten, was ein im Tierreich wohl einzig dastehender Fall gewesen wäre. Es hat sich dies aber als irrtümlich erwiesen, die Zelle war auf den Schnitten damals von mir übersehen worden; sie ist vorhanden, und zwar ist es die charakteristische Zelle 50 (s. Fig. 2). Auch die Nervenfaser vom medialen Submedianorgan, das in Textfig. *J* (S. 114) ebenfalls wiedergegeben ist, läuft zu dem Ganglion direkt nach hinten und schwillt dort zur

Zelle 51 an. Sie ist sehr viel schwächer als die vorige. Außerdem enthalten aber diese Papillennerven noch fünf sehr feine Nervenfasern, die mit Verästelungen in der Subcuticula des Vorderendes beginnen und unter Einschaltung der Zellen 52—56 zum Ring verlaufen. Sie gehören



Textfig. *H*.

somit zu frei endenden sensiblen Nerven der Lippenhaut, frei insofern, als ihnen ein specifischer Endapparat fehlt. Die zu den beiden Lateralsinnesorganen gehörigen Nervenfasern verlaufen im Nervus papillaris lateralis minor und major. Der letztere wird sogar ausschließlich aus

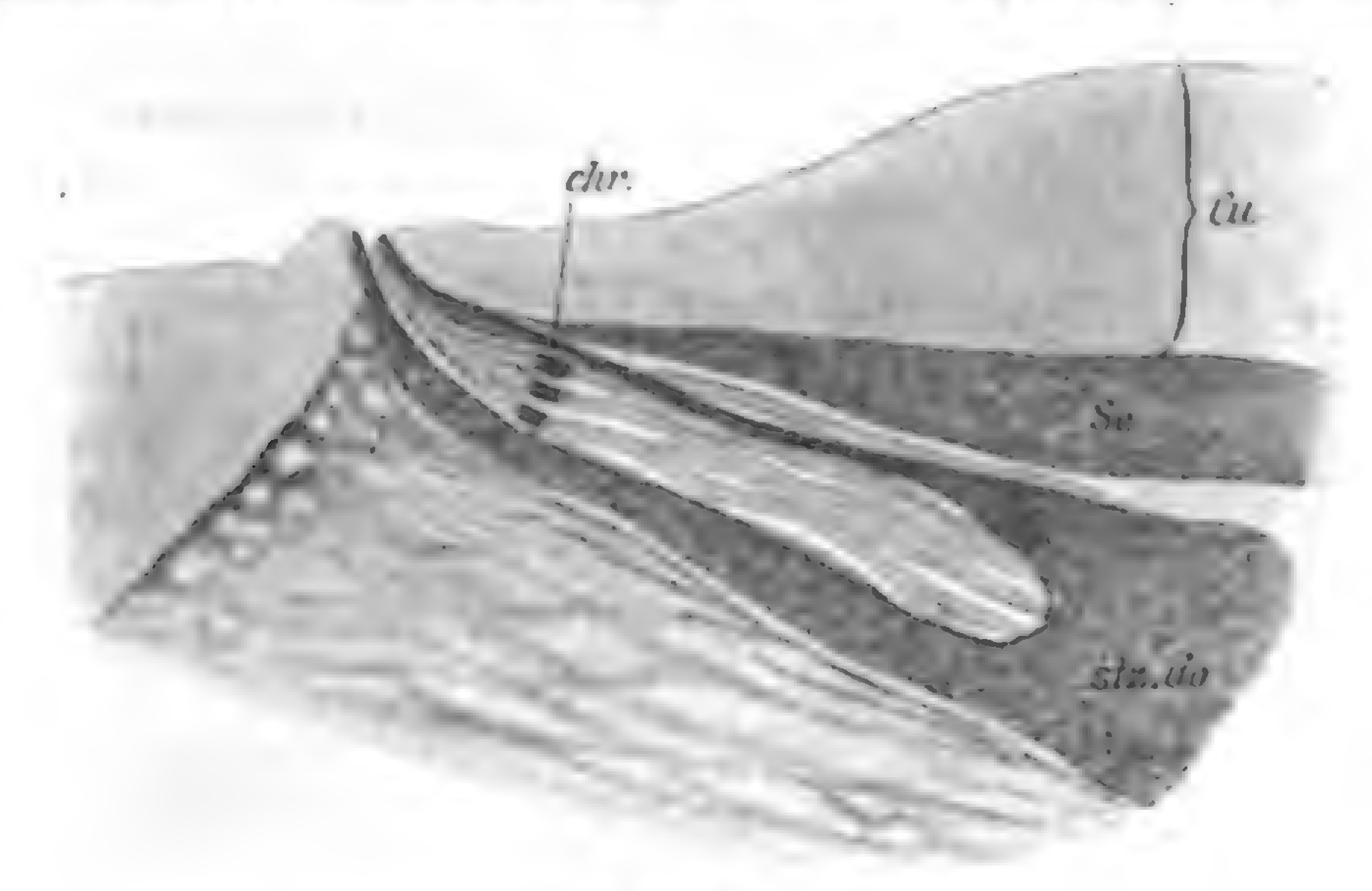


Textfig. *J*.

den Nervenfasern zusammengesetzt, die vom dorsalen Lateralorgan kommen. Dieses Sinnesorgan stellt nämlich die gemeinsame Endigung von elf Nervenfasern in der Haut dar, wie in Textfig. *K* wiedergegeben ist. (In meiner früheren Arbeit hieß es fälschlich zwölf Fasern.) Ich möchte hier nochmals die gemeinsame Endigung betonen; die elf Fasern

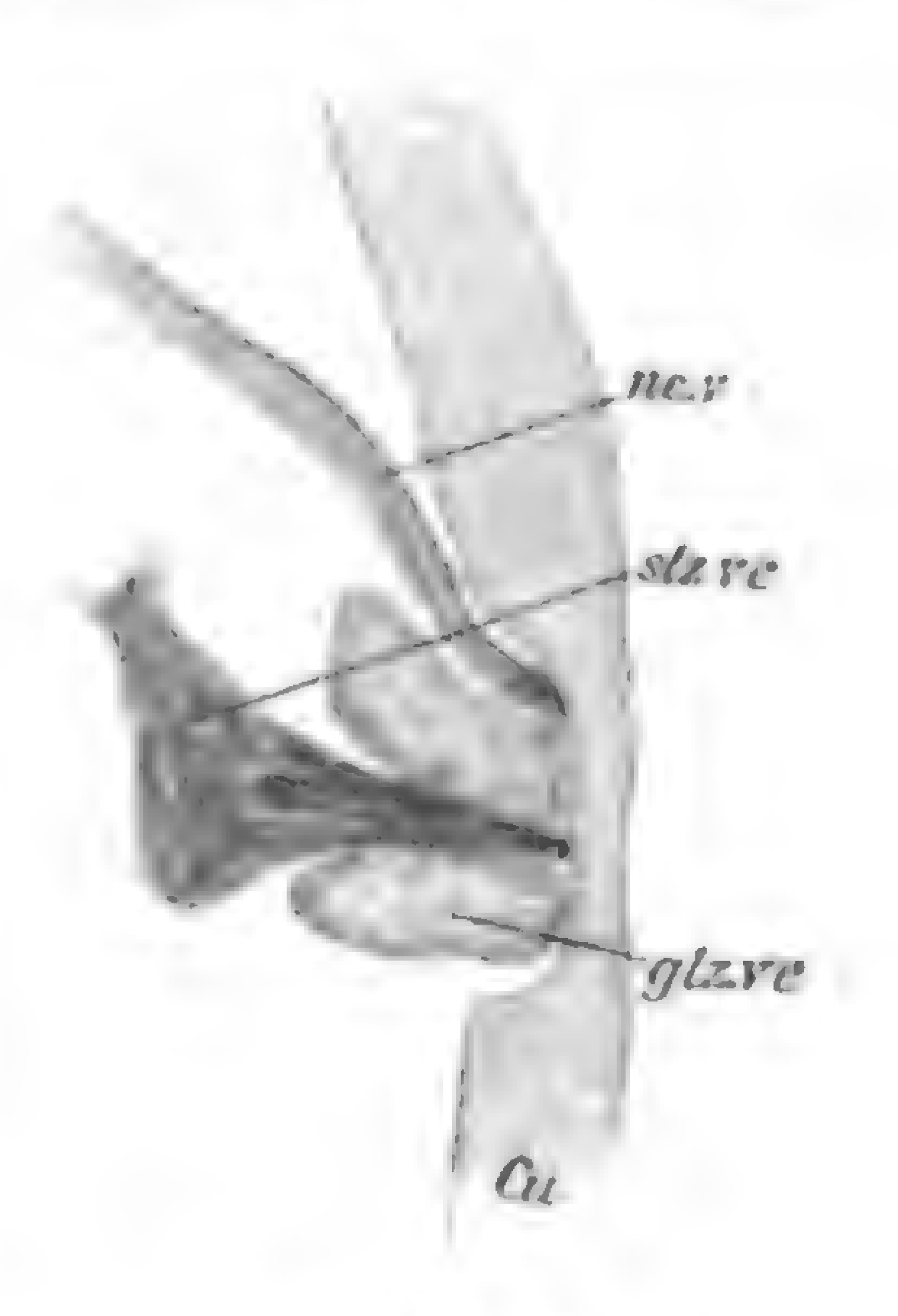
Digitized by Google

verschmelzen peripher zu einem einzigen sensiblen Endzapfen. Nur in einem einzigen Falle ist es mir neuerdings gelungen, eine feine Streifung des Zapfens nachzuweisen, die auf seine Zusammensetzung aus elf Fasern hindeutet. Sie verlaufen dann als ein starkes Bündel in ihrer früher geschilderten Stützzelle nach hinten, biegen am Nervenring nach



Textfig. *K*.

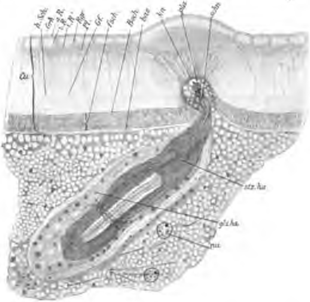
lateralwärts aus und treten in die elf Ganglienzellen des Ganglion nervi papillaris lateralis majoris ein, die ja dann ihre centralen Fortsätze durch die Seitenlinie nach außen in die in der Subcuticula verlaufende Commissura cephalica ventrolateralis schicken, in der sie zum Ring treten. (In Fig. 14 repräsentiert durch Zelle und Faser 68.) Lateral verläuft ferner noch der sensible Nervus papillaris lateralis minor, der aus vier zarten Fasern besteht. Zwei von ihnen gehören den beiden Nervenendigungen des ventralen Lateralorgans an (Textfig. *L*). Die eine verläuft direkt mit ihrer Stütz- und Geleitzelle, wie früher geschildert, nach hinten zum Ring. Ihm ist in dem zugehörigen Ganglion die Zelle 66 eingeschaltet. Die andre macht ihren Weg ventralwärts ausbiegend, wobei sie, wie früher geschildert, eine Zeitlang innerhalb der Unterlippenfaserzelle verläuft. Sie tritt unter Einschaltung der Zelle 67 zum Ring. Die beiden andern, die direkt von den Lippen zum Ring verlaufen, und in seiner Nähe die Zellen 64 und 65 enthalten, verästeln sich ebenfalls im Vorderende.



Textfig. *L*.

Digitized by Google

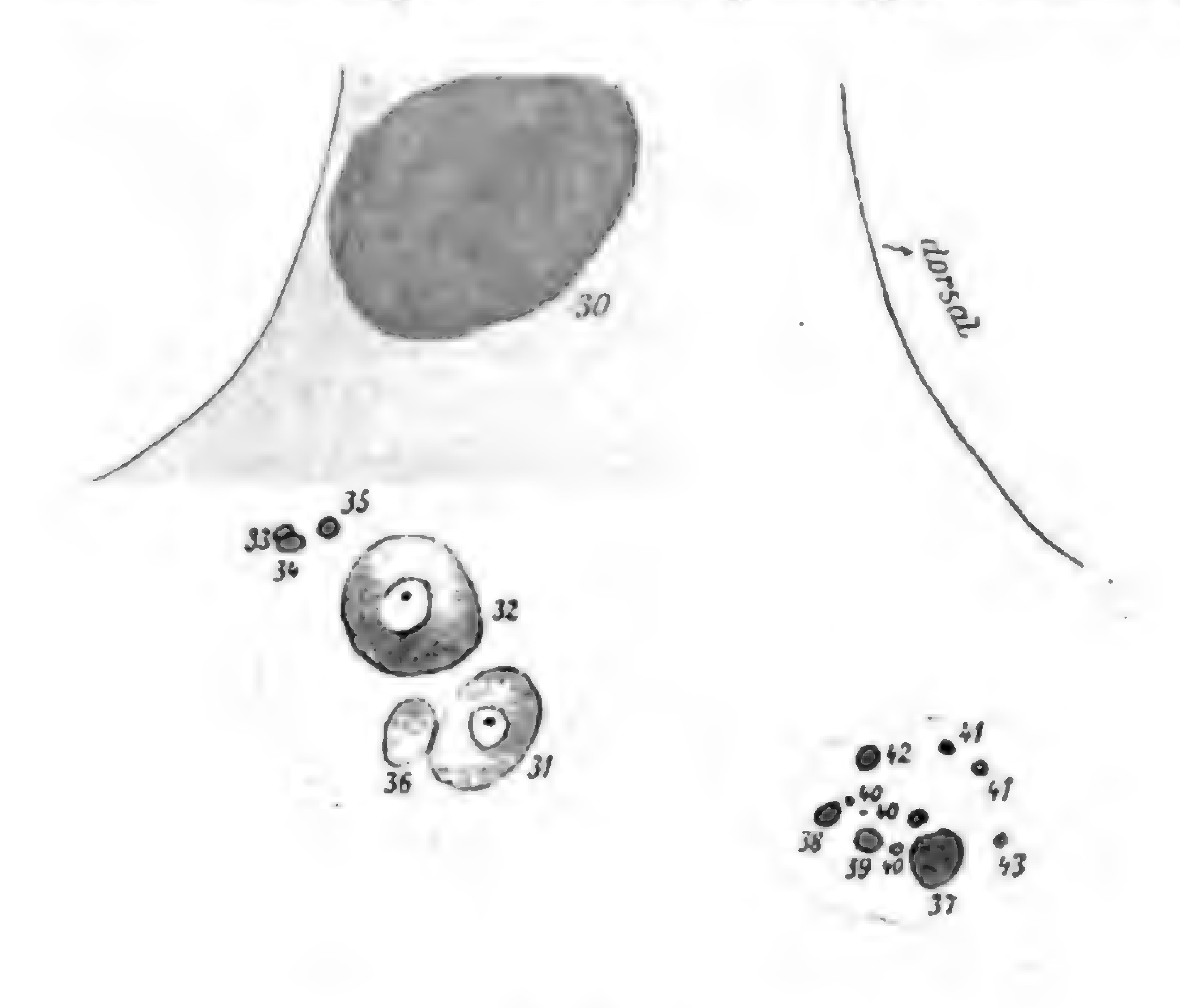
Dies sind die sensiblen Nerven des Vorderendes vor dem Ring. Hinter dem Ring findet sich in dem von uns hier betrachteten Körperbereich nur ein Sinnesorgan, die Halspapille. Ihre Lage, jederseits lateral, ist aus Fig. 1 zu ersehen. Unter der Cuticula endigt eine Nervenfaser in der in Textfig. *M* wiedergegebenen Weise. (Es ist zu dieser Figur noch zu bemerken, daß sie meine frühere Darstellung des Endorgans dahin modifiziert, daß die Neurofibrille mit ihrem Knöpfchen



Textfig. *M*.

nicht frei in einer Alveole der Subcuticula endet, sondern in einer von der Nervenfaser selbst gebildeten Endkuppe.) Sie tritt dann schräg nach innen durch die Seitenlinie hindurch, von ihrer früher beschriebenen Stützzelle begleitet. Nach kurzem Verlauf aber gabelt sie sich T-förmig in einen auf- und einen absteigenden Ast. Ersterer verläuft als gleichmäßig schlanker Nerv innerhalb des Nervenbündels, das das Ganglion cephalicum laterale externum mediale mit dem Ring verbindet, nach vorn und tritt in den Ring ein. Im Querschnitt durch dieses Bündel (Fig. *N*) ist er mit 39 bezeichnet. Der andre Ast verläuft in der Seitenlinie nach hinten und tritt nach kurzem Verlauf in die

Zelle 39 des Ganglion cephalicum laterale externum mediale ein. Diese ist ja, wenn wir von den dendritischen Ästen, die ihr die Bezeichnung aranoid eintrugen, absehen, bipolar, und ihr hinterer Fortsatz läuft nun eine Strecke weit nach hinten zum Ganglion cephalicum laterale externum posterius, biegt, hier angekommen, nach außen um, tritt in die Subcuticula und verläuft hier innerhalb der Commissura cephalica ventrolateralis posterior zum Bauchnerven, in den er — jederseits — eintritt. Hier zeigt er ein recht eigenartiges Verhalten. Direkt



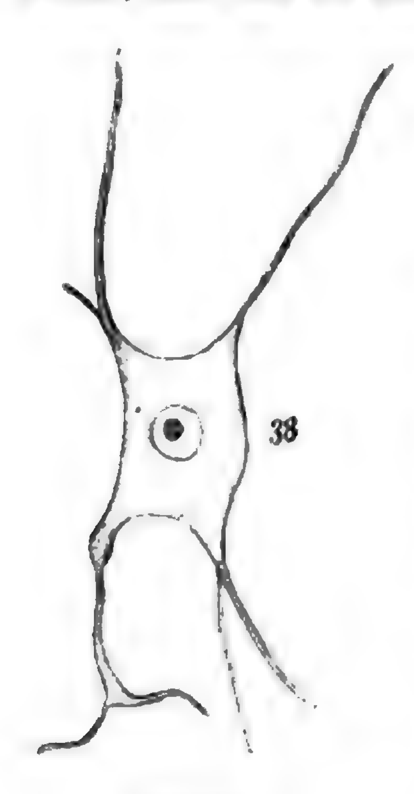
Textfig. *N*.
Querschnitt der Seitenlinie in Zelle *31*, *32*.

nach ihrem Eintritt in den Bauchnerven gabelt sich die Nervenfaser in einen dicken und einen dünnen Ast (s. Fig. 14, wo dies System grau punktiert ist). Der erstere läuft, ohne irgendwelche Besonderheit zu zeigen, geradeswegs nach vorn zum Nervenring. Der kleine Ast hingegen durchsetzt, während er im Bauchnerv nach vorn läuft, diesen, lagert sich ihm mehr medial ein, tritt auf der Höhe des großen Bauchganglions zwischen seine Ganglienzellen ein, indem er sich von den übrigen Nervenfasern des Bauchnerven isoliert, und eilt zu der Zelle 3, der einzigen bipolaren dieses Ganglions, deren peripheren Fortsatz er darstellt, während der centrale in den Nervenring tritt. Wahrlich ein sehr merkwürdiges Verhalten eines Sinnesnerven! Der Reiz, den die Faser aufnimmt, kann einmal direkt zur Centralcommissur geleitet

Digitized by Google

werden, sodann durch eine Ganglienzelle (oder Sinneszelle, wie man will) hindurch auf einem großen Umweg indirekt zur Centralcommissur, oder aber von diesem letzteren Wege wieder ab durch eine weitere Ganglien- oder Sinneszelle hindurch zum Centrum. Die Bedeutung dieser merkwürdigen Gruppierung kann mit andern ähnlichen Dingen gemeinsam erst im allgemeinen Teil diskutiert werden. Hier sei nur betont, daß wir hier zum erstenmal in unsrer Schilderung einem kontinuierlichen Zusammenhang zwischen zwei Neuronen begegnen.

Da wir an dieser Stelle zum erstenmal einer aranoiden Zelle begegnen, so seien ihr ein paar Worte gewidmet. Außer den Commissurenzellen und den merkwürdigen Durchgangszellen des Bauchnerven, die durch mehrere Fortsätze mit mehreren Nervenfasern in Verbindung stehen, sind dies die einzigen multipolaren Zellen des *Ascaris*-Nervensystems. Ich habe mir viele Mühe gegeben, ihre Bedeutung aufzuklären, und das Resultat ist, daß sie nur eine besonders merkwürdige Modifikation bipolarer Zellen darstellen. Das was sie von solchen unterscheidet, sind die zahlreichen feinen Fortsätze, die außer den Hauptfortsätzen von ihrem Körper abgehen. Form und Art des Abganges dieser stets fein fadenartigen Fortsätze ist besser als aus einer Beschreibung aus Fig. 12, nach einem Schnittpräparat im Längsschnitt der Zelle, zu sehen. Man sieht, daß die feinen Fäden auch am Ursprung des centralen Hauptfortsatzes entstehen und diesem streckenweise parallel laufen. Ihr Verhalten in einem Schrägschnitt der Zelle zeigt nach einem CAJAL-Präparat Textfig. *O*. Diese Fortsätze sind nun auf ziemlich weite Strecken innerhalb des Gewebes der Seitenlinie zu verfolgen, verlieren sich aber dann. Eine Verbindung mit benachbarten Nervenfasern kann ausgeschlossen werden, irgend eine Form der Auflösung oder ein Verlauf auf weitere Strecken war nicht zu erweisen, aber auch nicht eine sichere Endigung. Auf Grund aller Bilder, wie der Überlegung etwaiger Möglichkeiten, bin ich schließlich zur Überzeugung gekommen, daß diese Fortsätze nicht leitend-nervöser Natur sind. Und so sehr ich mich im Innern dagegen sträubte, muß ich sie als Plasmafortsätze



Textfig. *O*.

nach der früheren Fassung des Begriffes in der Wirbeltierhistologie, unbekannter, aber nicht nervöser Funktion ansehen.

Schließlich sei noch bemerkt, daß ich in einem Fall es beobachtete, daß die vom Sinnesorgan kommende collaterale Nervenfaser nicht in einiger Entfernung von der Zelle mit deren proximalem Fortsatz verschmolz, sondern in die Zelle selbst eintrat. Derartige Variationen wurden auch von APÁTHY im Hirudineennervensystem beschrieben. Näheres darüber im 3. Teil.

b. Motorische Nerven und Commissuren.

Wenden wir uns nunmehr den motorischen Nerven, sowie den verschiedenen Verbindungen zwischen Teilen der Centralorgane zu, so sei vorausgeschickt, daß durch die bekannten merkwürdigen Verhältnisse der Muskelinnervierung bei *Ascaris* hier die Möglichkeit ohne weiteres gegeben ist, den motorischen Nerven bis zum Endorgan zu verfolgen. Der Nerv tritt nämlich hier nicht zum Muskel, sondern umgekehrt der Muskel zum Nerv. Eine jede Muskelzelle sendet in einer später genau zu besprechenden Weise einen oder mehrere Innervierungsfortsätze zu einem Längsnerven, an dem angelangt er mit einer Nervenfaser verschmilzt. Da dies im ganzen Körper in gleicher Weise erfolgt, so ist mit einer Beschreibung der Längsnerven vom Centralorgan bis zur ersten Dorsoventralcommissur auch das Verständnis für den Bau dieser Teile im ganzen Körper gegeben.

Wir beginnen unsre Darstellung mit den meist kurzen Nerven, die die einzelnen Ganglien des Centralorgans miteinander verbinden, um so die Schilderung der Centren zu ergänzen. Da steht zunächst der Nervenring in Verbindung mit dem Ganglion cephalicum laterale externum mediale durch ein Nervenbündel, welches aus elf Nervenfasern besteht. Von diesen ist stets eine sehr stark, wie der Querschnitt dieses Bündels, Fig. *N*, zeigt. Verfolgen wir sie nach hinten, so erweist sie sich als der Fortsatz der großen unipolaren Zelle 37. Zwei weitere haben mittleren Durchmesser. Sie treten im Ganglion cephalicum laterale externum mediale zu den aranoiden Zellen 38 und 39. Das Schicksal der einen kennen wir schon, es ist die sensible Faser der Halspapille, die andre verhält sich, außer daß sie keine Verbindung mit dem Sinnesorgan besitzt, genau ebenso, tritt also auch jenseits ihrer Ganglienzelle durch die Commissura cephalica ventrolateralis posterior zum Bauchnerv, in dem die Faser nach vorn zum Ring verläuft. Diese beiden Nervenfasern sind es denn auch, die in unserm Schema, Fig. 1, den dünnen Faden bilden, der die Ganglia cephalica lateralia externa

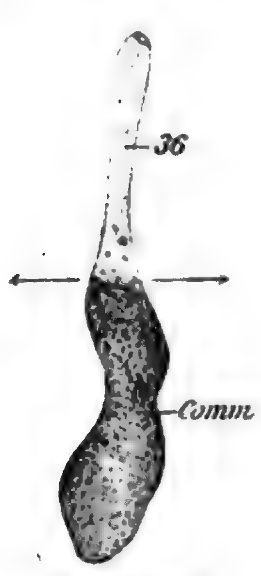
medialia und posteriora miteinander verbindet. Die andern acht Fasern sind sehr zart. Drei von ihnen gehören als Fortsätze zu der unipolaren aranoiden Zelle 40 des Ganglion cephalicum laterale externum mediale, und zwar verschmelzen zwei von ihnen nicht weit hinter dem Ring zu einem einheitlichen Stamm, der dritte vereinigt sich mit diesem wieder nicht weit von der Ganglienzelle selbst (Fig. 10). Eine solche Vereinigung zweier zunächst parallel laufender Fasern oder richtiger von der Ganglienzelle aus betrachtet, eine Spaltung des unipolaren Fortsatzes einer Zelle in zwei parallele Fasern findet auch bei dem Fortsatz der Zelle 41 statt, zu der also zwei weitere Fasern des Nervenbündels gehören (Textfig. *N*). Es bleiben nunmehr noch drei Fasern im Bündel übrig, von denen eine den unipolaren Fortsatz der Zelle 42 darstellt (Fig. 10), eine andre den centralen Fortsatz der bipolaren Zelle 43. Ihr peripherer Fortsatz gelangt an den medialen Rand der Seitenlinie — das eben besprochene Nervenbündel liegt in ihr dorsal — und verläuft als eine der vier zarten Fasern des Nervus lateralis dicht neben dem Excretionskanal nach hinten. Die elfte Faser endlich verläuft ohne in eine Ganglienzelle einzutreten durch das Ganglion cephalicum laterale externum mediale hindurch und tritt, nachdem sie sich ebenfalls in zwei parallel laufende Fasern gespalten hat, auch zu dem Nervus lateralis (Fig. 14). Nach dieser Darstellung findet man natürlich im Querschnitt unsres Nervenbündels nur nahe beim Nervenring elf Fasern, weiter hinten nur neun.

Fig. *N* zeigt uns im Querschnitt der Seitenlinie noch ein weiteres Nervenbündel, welches ventral gelegen ist. Es besteht aus nur vier Nervenfasern, von welchen eine sehr dick ist, die übrigen zart erscheinen. Dies Bündel stellt den Nervenfaden dar, welcher im Schema Fig. 1 das Ganglion cephalicum laterale externum anterius mit der Commissura cephalica ventrolateralis verbindet. Von den kleinen Fasern sind zwei die Fortsätze der im Ganglion cephalicum laterale externum anterius gelegenen unipolaren Zellen 33 und 34. Sie treten in der Nähe des Ringes, ebenso wie die andern Fasern dieses Bündels, in die Commissura cephalica ventrolateralis ein und verlaufen in dieser ventralwärts zum Ring. Die dritte kleine Faser, die sich centralwärts ebenso verhält, verläuft nach hinten zur bipolaren Zelle 35 des gleichen Ganglion. Ihr peripherer Fortsatz wendet sich wieder medialwärts und tritt zum Nervus lateralis, dessen vierte Faser bildend (Fig. 14). Diese Faser stellt im Schema Fig. 1 den Verbindungsfaden zwischen Ganglion cephalicum externum laterale anterius und dem Lateralnerv dar. Von bedeutend größerem Interesse ist dagegen die vierte dickste Faser dieses

Digitized by Google

Bündels, deren Verlauf uns wiederum ein Faktum von großer prinzipieller Bedeutung enthüllen wird. Centralwärts verhält sie sich ebenso wie die drei andern Fasern, d. h. sie tritt durch die große Commissura cephalica ventrolateralis zum Nervenring. Innerhalb des Ganglion cephalicum laterale externum anterius verbindet sie sich dann mit der großen bipolaren Ganglienzelle 36. Deren peripherer Fortsatz verhält sich nun rechts und links etwas verschieden. Rechts verläuft er, wenn das Tier nicht sehr gedehnt ist, nur eine kurze Strecke in der Seitenlinie nach hinten (in Fig. 14 blau punktiert), um dann mit einer Nervenfaser, welche die Seitenlinie schräg von vorn nach hinten durchsetzt, zu verschmelzen. Ich sage absichtlich nicht, sie gabelt sich T-förmig, denn es liegt eine wirkliche Verschmelzung vor, da die erwähnte, die Seitenlinie durchsetzende Nervenfaser sich in ihrer später zu besprechenden feineren Struktur typisch von den eigentlichen Fortsätzen der Zelle 36 unterscheidet. Wir haben hier nichts andres vor uns als die Grenze zweier Neurone, die zwar vollständig miteinander in Kontinuität stehen, deren Grenze aber doch in der feineren Struktur der beiden Zellterritorien ausgedrückt ist. Welches ist aber nun das Schicksal der so mit der Zelle 36 verbundenen Nervenfaser? Sie stellt, wie sich leicht nachweisen läßt, die eine der beiden ganz gleichmäßig aussehenden und sehr kräftigen Nervenfasern dar, die die Commissura ventrodorsalis obliqua bilden, und zwar die hintere von diesen. Sie verläuft demnach, centralwärts die Seitenlinie durchsetzend, in der das Bauchganglion enthaltenden Gewebsbrücke direkt zum Nervenring, in den sie mit dem Bauchnerven eintritt. Peripher von der Verschmelzungsstelle tritt sie dagegen aus der Seitenlinie, schräg nach hinten verlaufend, in die Subcuticula ein und verläuft hier im Bogen dorsalwärts zur Rückenlinie, um hier in den Rückennerven einzutreten, nachdem sie noch vorher mit dem Subdorsalnerven eine später zu besprechende Verbindung eingegangen. In ersterem gabelt sie sich in einen auf- und einen absteigenden Ast, die zusammen die blau punktierte Nervenfaser des Rückennerven darstellen. Peripher verläuft sie, so weit wie das Gebiet unsrer Untersuchung geht, geradeswegs nach hinten und nimmt bald hinter der Gabelungsstelle an der Muskelinnervierung teil. Centralwärts verläuft sie im Nervus dorsalis bis kurz hinter den Nervenring. Da biegt sie plötzlich nach rechts aus, tritt wieder in die Subcuticula ein und nimmt einen Verlauf nach der rechten Seitenlinie zu. Sie stellt jetzt nichts andres dar als die rechte Commissura ventrodorsalis anterior. Sie verläuft nun parallel mit dem Nervenring, bald auf seiner Höhe,

bald auch vor ihm gelegen zur Seitenlinie, durchsetzt sie, tritt dann wieder in der Subcuticula schräg nach hinten, gesellt sich der Commissura cephalica ventrodorsalis ungefähr in ihrer Mitte bei und verläuft, an ihrem Vorderrande gelagert, direkt mit ihr zum Nervenring!



Textfig. *P*.

Innerhalb der linken Seitenlinie ist der periphere Fortsatz der Zelle 36 ziemlich weit nach hinten zu verfolgen (das rote System der Fig. 14). In der Höhe der die beiden Excretionsgefäßschenkel verbindenden Brücke scheint er in den Schnitten plötzlich aufgehört zu haben. Genauere Untersuchung zeigt aber, daß diese Faser der linken Seite ebenso wie die der rechten, nur weiter rückwärts, mit einer die Seitenlinie durchsetzenden Nervenfaser verschmilzt. Auch hier wieder dieselbe Erscheinung, daß trotz der Verschmelzung die Struktur der beiden Fasern getrennt bleibt, was hier noch bedeutungsvoller ist, da sich hier bei der linken Faser mit absoluter Sicherheit nachweisen läßt, daß hier die Verschmelzungsgrenze zweier Neurone liegt. In Textfig. *P* ist diese bedeutungsvolle Stelle aus einem frontalen Längsschnitt abgebildet. Von vorn kommt die längsgetroffene Faser der Zelle 36 und geht an der durch Pfeile bezeichneten Stelle kontinuierlich in die quergetroffene Commissurenfaser über. Diese ist ein wenig abgeflacht und schickt der andern Faser einen Wulst wie einen Empfängnishügel entgegen. An der Verschmelzungsstelle geht unvermittelt die blasse, homogene Struktur der einen Faser in die körnige der andern über. Die die Seitenlinie durchsetzende Nervenfaser ist hier auf der linken Seite eine der Fasern der Commissura ventrodorsalis II, und zwar die vordere von den beiden dicken Fasern, die zusammen mit einer zarten die Commissur zusammensetzen. Verfolgen wir diese Faser von der Verschmelzungsstelle nach der Ventralseite, so sehen wir sie in der Subcuticula zum Bauchnerv gelangen, in den sie eintritt. Hier gabelt sie sich sofort in zwei Äste, von denen einer den Bauchnerven von ventral nach dorsal quer durchsetzt, um sich dann wieder T-förmig zu gabeln in einen absteigenden und aufsteigenden Ast. Ersterer verläuft im Bauchnerv rückwärts durch das Ganglion ventrale I hindurch, also so weit wir ihn verfolgt haben, ohne weitere Besonderheiten zu zeigen, letzterer verläuft innerhalb des Bauchnerven in wechselnder Lage nach vorn und gelangt so ohne weitere Schicksale zum Nervenring. Der zweite Gabelast der Commissurenfaser läuft dagegen direkt nach dem

Eintritt in den Bauchnerv geradeswegs rückwärts, gelangt in das Ganglion ventrale I, und tritt hier in die große bipolare Ganglienzelle 84 ein, deren peripherer Fortsatz dann wieder im Bauchnerv nach hinten verläuft. Damit ist eine weitere absolut einwandfreie Verbindung zweier Neurone auf dem Weg durch ziemlich lange Bahnen statuiert.

Außerordentlich kompliziert gestaltet sich das Schicksal dieser selben Nervenfaser in ihrem Verlauf dorsal von der Verschmelzungsstelle in der Seitenlinie. Hier tritt sie nun durch die Subcuticula in den Rückennerven ein, in dem angelangt sie sich sofort wieder in einen ab- und aufsteigenden Ast T-förmig gabelt. Der nach rückwärts verlaufende Ast bietet keine Besonderheiten. Der andre verläuft zunächst ohne weitere Verästelungen bis nahe hinter den Nervenring, wobei er unterwegs auch zur Muskelinnervierung verwandt wird. Nicht weit hinter dem Nervenring nimmt er eine zweite parallel mit ihm von hinten nach vorn verlaufende Faser auf, deren Schicksal wir gleich besprechen werden. (Natürlich kann man unsre Nervenfaser auch in ihrem Verlauf von vorn nach hinten betrachten; dann spaltet sie sich an dieser Stelle in zwei Fasern.) Nicht weit vor dieser Stelle ist sie mit einer andern charakteristischen, später zu besprechenden Faser des Rückennerven durch eine feine Brücke verbunden. Es scheint, daß hier wieder eine Grenze zwischen zwei Neuronen vorliegt. Und nunmehr läuft die Faser geradeswegs am Nervenring vorbei nach vorn, um sich dann etwa auf der Höhe des Nervenringes oder ein wenig vor ihm im rechten Winkel nach rechts zu wenden und wieder innerhalb der Subcuticula der rechten Seitenlinie zuzueilen. An der Umbiegungsstelle verschmilzt sie ebenfalls wieder mit einer von hinten her kommenden Nervenfaser des Rückennerven, die ohne weitere Verbindungen im Nervenstrang verläuft. Nunmehr stellt unsre Nervenfaser eine der beiden Fasern dar, die die rechte Commissura ventrodorsalis anterior zusammensetzen. In dieser verläuft sie dann ebenso, wie es für die linke Seite dargestellt wurde, zu der Commissura cephalica ventrolateralis, mit der sie dann in der ventralen Mittellinie zum Nervenring gelangt. Um das Gesamtgebiet dieser interessanten Nervenfaser zu erledigen, bleibt uns jetzt noch die Besprechung des Schicksals des Astes übrig, der mit ihr kurz hinter dem Nervenring im Rückennerven verschmolz. Dieser ist im Nerven bis zur Eintrittsstelle der Commissura ventrodorsalis obliqua zu verfolgen; hier gabelt er sich T-förmig, und der eine Ast läuft als Fortsetzung der bisherigen Faser im Nerven, so weit wir ihn verfolgt haben, nach hinten und dient dann auch der Muskelinnervation. Der seitlich

Digitized by Google

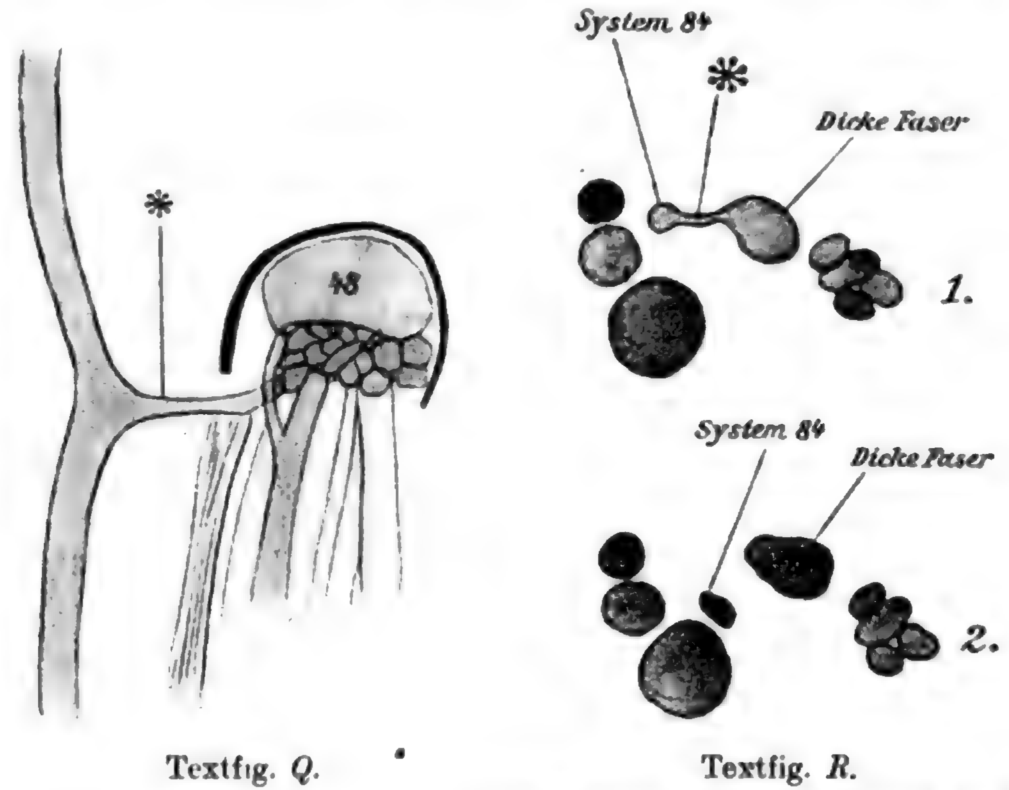
abgehende Ast stellt dagegen die zweite Faser der Commissura ventrodorsalis obliqua dar, und verläuft mit der andern bereits geschilderten durch die Gewebsbrücke des Bauchganglion ventralwärts zum Ring, wobei er ebenfalls unterwegs eine später zu besprechende Verbindung mit dem Subdorsalnerven eingeht. Also ein gewaltiges Gebiet zusammenhängender Nervenfasern! Ihre verschiedene Stärke geht aus dem Faserverlaufsschema Fig. 14 hervor.

Im Anschluß an die Darstellung dieser zwei Neuronengebiete können wir gleich die sonstige Zusammensetzung des Rückennerven erledigen. Dicht am Nervenring finden wir ihn nur aus drei Nervenfasern zusammengesetzt. Zwei kleinere stellen die beiden eben besprochenen Fasern dar, die zu der einen Faser der linken Commissura ventrodorsalis anterior verschmelzen. Die dritte ist eine Nervenfaser von sehr bedeutender Dicke, eine der stärksten des ganzen Nervensystems (in Fig. 14 ebenfalls rot). Verfolgen wir sie nach vorn, so sehen wir, daß sie nicht etwa aus dem Nervenring kommt, sondern an ihm vorbei nach vorn zieht und dann plötzlich im rechten Winkel nach rechts biegt, um in der Subcuticula, die rechte Seitenlinie durchsetzend, nach der Bauchseite zu gelangen und hier wieder rechtwinkelig nach hinten zu biegen. Sie bildet also, und zwar ganz allein, die Commissura ventrodorsalis I. Am Nervenring läuft sie dann ventral vorbei, gibt aber einen rechtwinkelig abgehenden, charakteristischen Ast in den Ring ab (s. auch den Längsschnitt Textfig. *Q*). Nunmehr tritt sie in den Bauchnerven ein und verläuft in diesem ohne weitere Verbindungen nach hinten. Kehren wir nun wieder zu der Stelle ihres Eintrittes in den Rückennerven zurück, so sehen wir sie in diesem in unverminderter Stärke geradeswegs nach hinten verlaufen. Nicht weit hinter dem Ring gibt sie nun im rechten Winkel einen feinen Seitenast ab (Textfig. *R* 1*), der mit einer Faser des Systems der Zelle 84, wie oben schon erwähnt, verschmilzt und diese beiden Gebiete miteinander verbindet. Kurz vor dem Eintritt der Commissura ventrodorsalis II dient die Faser dann der Muskelinnervierung. An der Eintrittsstelle dieser Commissur gabelt sie sich plötzlich in Kreuzform. Dies geschieht, indem sie einmal im rechten Winkel eine Faser für die Commissur abgibt oder aus der Commissur aufnimmt, nämlich die dritte und dünnste der drei diese Commissur bildenden Fasern. Sie tritt in der Commissur zum Bauchnerv und verläuft in diesem rückwärts, so weit wir sie verfolgt haben, ohne mit einer Ganglienzelle in Verbindung zu treten. Sodann verläuft von der Teilungsstelle aus ein Ast, der nun dünner ist als die ursprüngliche Nervenfaser, direkt nach hinten, ein andrer durchsetzt

Digitized by Google

erst quer den Nerven, um dann auch nach hinten umzubiegen und weiter zu verlaufen.

Ein weiterer Nervenfaserkomplex kommt dem Rückennerven ebenfalls von der Ventralseite aus zu. Es wurde bereits erwähnt, daß die linke Commissura ventrodorsalis anterior im Gegensatz zur rechten aus zwei Nervenfasern besteht. Die zweite in der Commissur hinten liegende Faser kommt ebenfalls vom Nervenring, aus dem sie ventral austritt, zunächst durch die Commissura cephalica ventrolateralis und dann erst in der erwähnten Commissur zur Rückenseite (Fig. 14, das



Textfig. *Q*. Textfig. *R*.

1, 2, aufeinander folgende Schnitte durch den N. dors.

blaue System). Hier beim Eintritt in den Rückennerven gabelt sie sich gleich in einen Ast, der direkt nach hinten verläuft und einen andern, der erst den Nerven quer durchsetzt, um dann nach hinten umzubiegen. Der erstere spaltet sich später in zwei Äste auf, die parallel miteinander nach hinten ziehen. Der zweite hat dagegen kompliziertere Schicksale. Er läuft zunächst ungeteilt nach hinten bis in die Höhe der zweiten Ventrodorsalcommissur. Hier gabelt er sich in zwei Fasern, von denen die eine einfach weiter zieht, während die andre bald nach der Gabelung der Muskelinnervierung dient. Hinter dieser Stelle gabelt sie sich wieder T-förmig, indem sie eine quer den Nerven durchsetzende Nervenfaser aufnimmt. Von dieser geht ihrerseits wieder ein im rechten Winkel nach hinten verlaufender Ast ab, die eigentliche Faser tritt aus dem

Nerven in die Subcuticula aus und stellt hier die hinterste der drei Nervenfasern der Commissura ventrodorsalis II dar; mit der Commissur verläuft sie zum Bauchnerven, auf welchem Wege eine unten zu besprechende Verbindung mit dem Subventralnerv stattfindet, tritt in diesen ein, biegt nach hinten um und eilt zur bipolaren Ganglienzelle 85 des Ganglion ventrale I, deren centralen Fortsatz sie darstellt, während der periphere im Bauchnerven nach hinten weiter verläuft.

Damit hätten wir alle den Rückennerven aufbauenden Nervenfasern kennen gelernt, bis auf eine. Alle bisher besprochenen Fasern kamen dem Rückennerven durch Commissuren zu. Nur die letzte jetzt noch zu besprechende erhält er direkt aus dem Nervenring. Und zwar können wir schon am Totalpräparat feststellen (s. Fig. 3), daß diese Nervenfaser direkt aus der Commissurenzelle 47 entspringt, die ja dem Ursprung des Rückennerven vorgelagert ist (Fig. 14 rot punktiert). Sie ist auch eine ziemlich kräftige Faser, die im Rückennerv direkt nach hinten zieht und vor dem Eintritt der Fasern der II. Ventrodorsalcommissur sich in zwei gabelt. Es erscheint immerhin merkwürdig, daß der ganze Dorsalnerv bis auf diese eine Faser keinerlei Nerv direkt aus dem Ring erhält, sondern sie alle ihm von der Ventralseite aus zukommen. Nach dem vorhergehenden ist es denn auch klar, daß der Rückennerv im Querschnitt eine ganz verschiedene Zahl von Nervenfasern zeigt, je nachdem, wo wir durchschneiden. Am Nervenring sind es drei, dicht hinter ihm vier, nach Eintritt der vorderen Ventrodorsalcommissuren sieben, zwischen ihnen und der II. Ventrodorsalcommissur neun, hinter dieser 13.

Wir haben im vorhergehenden nebenbei bereits die Zusammensetzung fast aller Commissuren erledigt und wollen jetzt noch das Fehlende ergänzen. Da ist zunächst noch die große Commissura cephalica ventrolateralis, von der wir bereits wissen, daß sie in der Mitte zwischen Bauch- und Seitenlinie rechts zwei, links eine Faser der Commissura ventrodorsalis anterior aufnimmt, und daß sie die elf Nervenfasern der vorderen Unterlippenpapille zur Ventralseite des Schlundringes führt. Dazu kommen die vier bereits oben besprochenen aus dem Ganglion cephalicum laterale externum anterius kommenden Nervenfasern, und schließlich nehmen an ihrer Zusammensetzung noch teil die Fortsätze der drei unipolaren Ganglienzellen des Ganglion cephalicum laterale internum posterius, alles in allem also 19 bzw. 20 Nervenfasern.

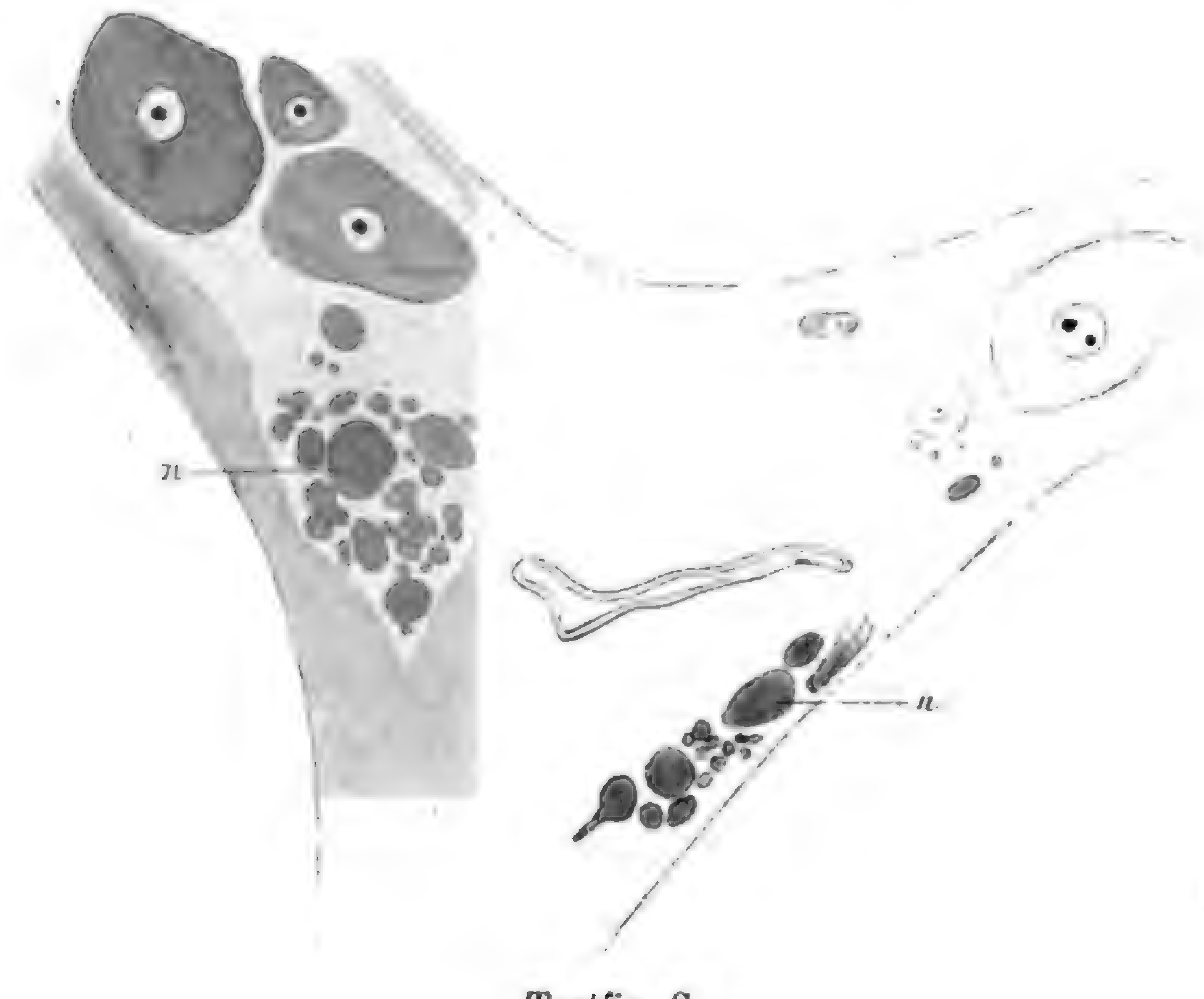
Die Commissura cephalica ventrolateralis posterior wird aus vier Nervenfasern gebildet, die alle vier gleich dünn sind. Zwei davon kennen wir bereits als aus dem Ganglion cephalicum laterale externum

mediale stammend und durch die Commissur dem Bauchnerven zugeleitet. Die andern beiden sind die Fortsätze der beiden unipolaren Ganglienzellen 44 und 45 des Ganglion cephalicum laterale externum posterius, die ebenfalls durch die Commissur zum Bauchnerven gelangen und hier direkt nach vorn zum Nervenring verlaufen, wodurch jene beiden Zellen als indirekte Centralzellen charakterisiert werden (s. Fig. 14).

Nunmehr bleibt der Besprechung nur noch die Zusammensetzung der Hauptlängsnerven des Körpers mit Ausnahme des Rückennerven übrig. Von diesen wurde der Aufbau des schmächtigsten von allen, des Lateralnerven, aus vier zarten Nervenfasern, bereits geschildert, von denen zwei direkt aus dem Ring kommen, und je eine aus dem Ganglion cephalicum laterale externum anterius und mediale. Weiterhin verläuft der Nerv aber, ohne im hier betrachteten Bereich irgend etwas Besonderes zu zeigen, neben dem Excretionskanal nach hinten. Er stellt, indem er im Hinterende in den sogenannten Bursalnerv übergeht, wie schon Brandes beschrieb, die Verbindung mit den sensiblen Centren des Hinterendes her und ist daher wohl auch als ein sensibler Nerv aufzufassen, wofür auch seine Zusammensetzung aus äußerst feinen Fasern spricht.

Vier weitere Längsnerven sind die beiden Nervi subdorsales und subventrales. Ihre Zusammensetzung ist eine sehr einfache. Ein jeder besteht aus vier Nervenfasern, von denen eine stärker, die andern schwächer sind, die, nahe beieinander liegend, in den Sublaterallinien nach hinten verlaufen und der Muskelinnervation einer bestimmten Muskelgruppe dienen. Die Fasern entspringen sämtlich direkt aus dem Nervenring, mit Ausnahme eines Paares, nämlich je eines der zarten Nervenfasern der Subdorsalnerven, deren Ursprung am Ring die bipolare Ganglienzelle 49 eingeschaltet ist. Ähnlich wie der Rückennerv erhalten auch die Subdorsal- und Subventralnerven ständig Verbindungen mit den andern Hauptnerven, und zwar betrifft dies in dem von uns betrachteten Bezirk den linken Subventral- und den rechten Subdorsalnerven. An ersterem zieht ja innerhalb der Subcuticula die Commissura ventrodorsalis II dicht vorbei, und da löst sich von deren hinterster Nervenfaser nahe der Seitenlinie ein kurzer Ast los, der mit der dicken Nervenfaser des Subventralnerven verschmilzt, der deshalb in Fig. 14 auch blau gezeichnet ist. Nach der Strukturdifferenz zu schließen, scheint hier wieder die Grenze zwischen zwei Neuronen zu sein. Ebenso wird der rechte Subdorsalnerv von der Commissura ventrodorsalis obliqua gekreuzt, und an dieser Stelle erhält einmal seine

dicke, deshalb rot bezeichnete Nervenfaser einen Seitenast der vorderen Nervenfaser dieser Commissur, während eine andre Faser einen solchen der hinteren Commissurenfaser erhält (blau punktiert). Es kann danach wohl keinem Zweifel unterliegen, daß die Subdorsal- und Subventralnerven auf diese Art ständig im Körper mit den übrigen Längsnerven verbunden sind und natürlich auch mit den Gebieten dort befindlicher Ganglienzellen. (In Fig. 14 repräsentieren so die schraffierten Fasern



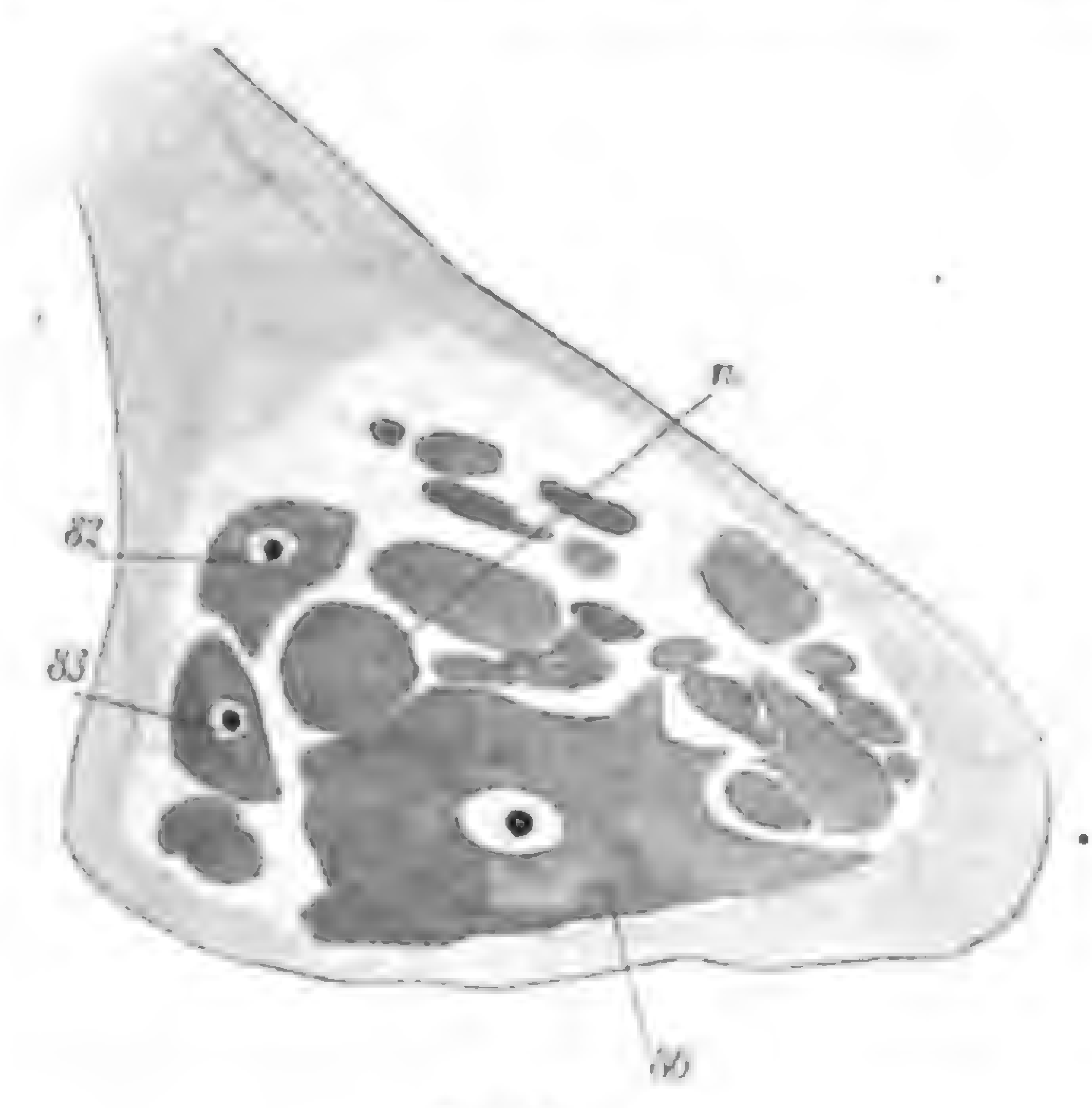
Textfig. *S*.

subdorsal links je drei Fasern, subventral rechts vier, subventral links drei, während der Nervus subdorsalis dexter vollständig ist.)

Und damit wenden wir uns der Betrachtung des größten und wichtigsten aller Nerven des *Ascaris*-Körpers, des Bauchnerven, zu. Er ist aus einer relativ sehr großen Zahl von Nervenfasern zusammengesetzt. Natürlich schwankt sie auch, je nach dem Ort, an dem wir zählen, da in dem Nerven sowohl Verbindungen verschiedener Nervenfasern, wie auch Aufspaltungen vorkommen. Dicht hinter dem Schlundring sind es 55 Fasern, die den Nerven zusammensetzen. Um den Ausmündungskanal des Excretionsorgans herum läuft der Nerv, wie schon früheren Autoren bekannt war, in zwei ungleichen Schenkeln, von denen der rechte 38, der linke 17 Fasern führt, wie der Querschnitt Textfig. *S*

Digitized by Google

zeigt, der durch die Bauchlinie in dieser Region gelegt ist und auch noch Teile des Bauchganglions enthält. Die den Nerv zusammensetzenden Fasern sind wieder äußerst ungleich an Volumen und wechseln in ihrer Lage. Von Zeit zu Zeit taucht eine der tiefer gelegenen Fasern an die dem Innenrand der Bauchlinie zu gelegene Oberfläche, um hier der Muskelinnervation zu dienen, was übrigens auch beim Rückennerven der Fall ist, und dann wieder in die Tiefe zu steigen. Die meisten der Nervenfasern zeigen während ihres Verlaufes bis zum Ganglion ventrale I nichts Besonderes, viele laufen sogar ohne weiteres durch dieses Ganglion hindurch. Sie sollen nicht weiter beschrieben werden. In dem Querschnitt Textfigur *T*, der durch das Ganglion ventrale I gelegt ist, sind sie unbezeichnet geblieben und im Faserverlaufsschema Fig. 24 alle zusammen durch die schraffierte Faser angedeutet. Ferner ist das Schicksal der aus verschiedenen Commissuren kommenden Fasern bereits in anderm Zusammenhang dargestellt worden. Außer den zu den Ganglienzellen des Ganglion ventrale I in Beziehung tretenden Fasern ist dann nur noch ein Fasersystem bemerkenswert. Es sind dies zwei auffallend dicke Nervenfasern, die von dem Ring entspringen und im Bauchnerven so nach hinten verlaufen, daß eine im rechten, die andre im linken Ast bei der Teilung des Nerven um den Excretionskanal verläuft (*n* in Textfig. *S*). Nicht weit hinter dieser Stelle vereinigen sich aber die beiden Fasern zu einer ungeheuer dicken Faser, die so weit als unser Untersuchungsgebiet reicht, sich nach hinten verfolgen läßt (Textfigur *T n*) und in Fig. 14 punktiert dargestellt ist.



Textfig. *T*.

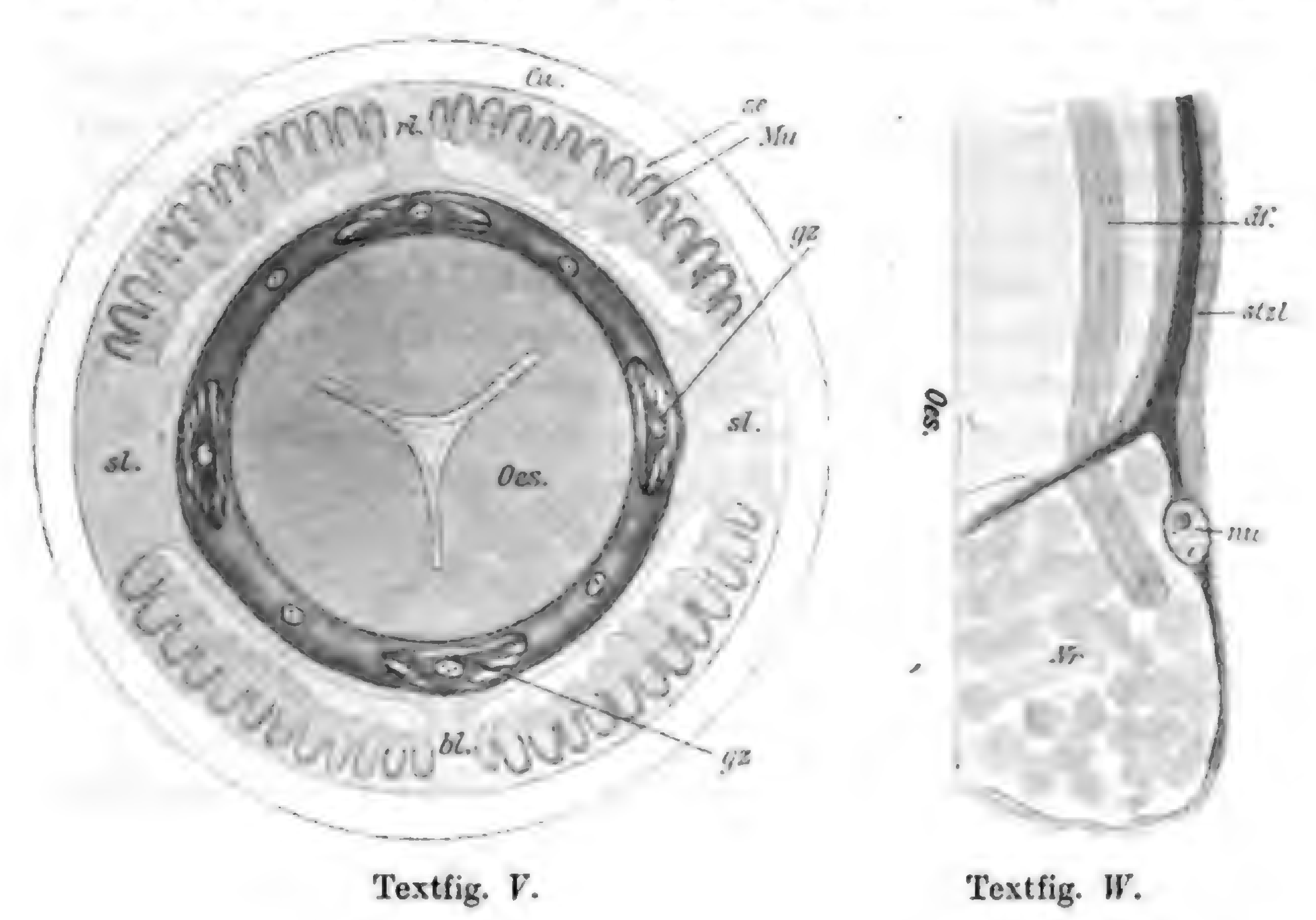
Alle andern irgendwie bemerkenswerten Fasern stehen also in Beziehung zum Bauchganglion. Eine Anzahl seiner Zellen sind allerdings einfache bipolare Ganglienzellen, deren centraler Fortsatz ohne weiteres zum Nervenring läuft, deren peripherer im Bauchnerv nach hinten zieht. Es sind dies die Fortsätze der Zellen 79, 81, 83, 89, 90, 91 für die repräsentativ in Fig. 14 Zelle 79 dargestellt ist. Der centrale Fortsatz

der bipolaren Zelle 82 verschmilzt ungefähr in der Mitte zwischen Ganglion und Nervenring mit einer etwa gleich starken Nervenfaser (Fig. 14 punktiert). Bleiben im Ganglion noch die Zellen 80, 86, 87, 88 übrig, die zusammen ein sehr interessantes System bilden. Schon in den Totalpräparaten fällt auf, daß die drei riesengroßen Zellen 86—88 stets so gelagert sind, daß 86 und 87 dicht beieinander liegen und 88 nicht weit dahinter folgt. Außerdem zeigt die Zelle 86 an ihrem hinteren, Zelle 87 an ihrem vorderen Ende auffallend unscharfe Begrenzung. Längs- und Querschnitte zeigen nun mit absoluter Sicherheit, daß diese Zellen in einem eigenartigen Zusammenhang stehen, wie Textfig. *U*, eine genaue Rekonstruktion einer Schnittserie zeigt. Die Zellen 86 und 87 sind miteinander durch eine sehr breite protoplasmatische Brücke verbunden; peripher geht 87 in eine dicke, nach hinten ziehende Nervenfaser über. 86 zeigt aber auch seinerseits wieder Verbindungen mit 85, die vermittelt werden durch eine dicke und eine dünne parallel miteinander laufende Plasmabrücke. 88 sendet außerdem centralwärts eine dicke Nervenfaser zum Ring und peripher zwei gleichstarke, parallele und gemeinsam entspringende Fasern in den Bauchnerven. Bleibt noch das centrale Verhalten der Zelle 86 übrig. Hier gibt sie im ganzen fünf Nervenfasern gleichzeitig ab, von denen vier ziemlich dünn und geradeswegs zum Ring ziehen. Die fünfte dagegen tritt zu der kleinen bipolaren Zelle 80, deren peripheren Fortsatz sie bildet, während der centrale direkt zum Ring geht. Also hier wiederum klar und einwandfrei Zusammenhang verschiedener Ganglienzellgebiete, hier durch direkte kurze Verbindungen zwischen den betreffenden Zellen! Es sei hier noch hinzugefügt, daß derartige breite Verbindungen zwischen zwei Ganglienzellen auch sonst innerhalb des Bauchnerven vorkommen. So zeigen die weiter hinten dem Nerven eingelagerten Zellen an der Fig. 8 eine solche Verkuppelung von solcher Deutlichkeit, daß sie direkt im Totalpräparat beobachtet werden kann,

Textfig. *U*.

wie Fig. 7 bei stärkerer Vergrößerung zeigt. Weiteres Detail über den Bauchnerven wird im 2. Teil noch für *Ascaris megalocephala* gegeben werden.

Damit haben wir den Aufbau des gesamten Centralnervensystems nebst allen im Bereich des Vorderendes liegenden peripheren Nerven so kennen gelernt, daß wir mit jeder Ganglienzelle, jeder Nervenfaser und ihren Verbindungen bekannt sind, soweit sie außerhalb des Nervenringes, der großen Hauptcommissur liegen. Jetzt müssen wir, um das Bild abzuschließen, zusehen, was hier im Schlundring mit all den



Textfig. *V*. Textfig. *W*.

in ihn eintretenden Nervenfasern geschieht. Dies ist zweifellos dèr schwierigste Teil unsres Vorhabens, da der Nervenring sich als der Untersuchung in hohem Maß unzugänglich erweist. Wie ich in einer früheren Arbeit (1903) schilderte, ist der Nervenring in eine charakteristische Scheide eingeschlossen. Diese wird gebildet von vier miteinander zusammenhängenden Zellen (Textfig. *V* und *W*), die ihren abgeplatteten schalenartigen Körper zu einer Hülle für den Ring verwenden. Außerdem sendet jede dieser Zellen einen faserartigen Strang nach vorn, der die Geleitfaser für einen Sinnesnerven darstellt, wie früher näher ausgeführt wurde. Diese Scheide des Nervenringes ist nun durch außerordentliche Undurchlässigkeit ausgezeichnet, so daß man in den Präparaten meist den Inhalt des Rings maceriert findet. Es ist

Digitized by Google

dies wohl auch die Ursache von Apáthys ganz falscher Angabe, daß in dem Ring nur freie Neurofibrillen existieren. Hat man ein wirklich gut erhaltenes Präparat, so sieht man auf den ersten Blick im Querschnitt des Ringes die typischen dicht aneinander gedrängten Nervenfasern, die sich in nichts von dem Querschnittsbild z. B. des Bauchnerven unterscheiden. In diesen Fasern verlaufen natürlich die Neurofibrillen, von denen aber erst später die Rede sein soll. Außerdem kann man im Totalpräparat manchmal die Scheide des Ringes ein Stück weit abzupfen und sieht dann deutlich die herausblätternden Nervenfasern, von denen man auch Stückchen durch Maceration darstellen kann. Die Fasern sind aber so dicht miteinander verpackt, daß an eine Isolierung nicht zu denken ist und auch hier Aufschlüsse nur durch Rekonstruktion von Schnittserien zu erhalten sind. Die dabei erhaltenen Resultate, die natürlich den Schlüssel zum Verständnis des ganzen Nervensystems geben und von höchstem Interesse sind, erfordern wegen der Komplikation des Gegenstandes aber eine so umfangreiche Darstellung und Illustration, daß ich mich entschlossen habe, sie getrennt als zweiten Teil dieser Untersuchung zu veröffentlichen.

München, im September 1907.

Nachtrag bei der Korrektur.

Während des Druckes dieser Arbeit erschien eine ausführliche Arbeit von D. Deineka, Das Nervensystem von *Ascaris*, diese Zeitschr. Bd. LXXXIX, 2. Heft S. 242—307, 9 Taf., 7 Textfig. Eine ausführliche Kritik dieser Arbeit erforderte wohl den gleichen Umfang wie die Arbeit selbst, da der Verfasser einer solchen Reihe von Irrtümern verfallen ist, daß nahezu nichts wird bestehen können. Der Grundfehler des Verfassers ist, daß er von der Unfehlbarkeit der intravitalen Methylenblaumethode überzeugt ist und es deshalb versäumte, sich zunächst einmal über die schwierige Histologie der Nematoden auf Grund von Präparaten mit nicht »specifischen« Methoden zu informieren. Er würde dann vielleicht weniger verachtungsvoll von seinen Vorgängern auf diesem Gebiete gesprochen, und gelernt haben, die verschiedenen Gewebsteile des Wurmes auseinander zu halten. Indem er aber alles, was sich nach Methylenblauinjektion blau färbte, als Teile des Nervensystems beschrieb und dies noch dazu meistens falsch interpretierte, kam er zu einer Darstellung des Nervensystems,

die weit hinter der zurücksteht, die z. B. BÜTSCHLI vor Jahrzehnten gab. Sein Hauptinteresse wandte der Verfasser dem sensibeln Nervensystem zu, speziell dem des Hinterendes, und findet, daß eine jede Sinnespapille von zwei Nervenfasern versorgt wird, die sich peripher durch ein merkwürdiges Neurofibrillengitter verbinden. Daran hängen die merkwürdigsten Kolbenbildungen, und schließlich vereinigen sich die Fasern zu einer Spitze, die unter der Cuticula endigt. Central verhalten sie sich ganz verschieden, indem die eine in eine einfache bipolare Sinneszelle übergeht, die andre aber in eine Zelle, die central in eine Art Neuropil übergeht. In Wirklichkeit handelt es sich in diesen Papillen um eine oder mehrere einfache, glatte Nervenfasern, deren Ende die Cuticula durchbohrt. Die eigentliche Papille wird von der Subcuticula gebildet, und das merkwürdige Geflecht des Verfassers ist nichts andres, wie das mit dem Methylenblau gefärbte und durch die schlechte Fixierung des Objektes (mit Ammoniumpikrat) macerierte Maschenwerk des Subcuticulagewebes, wie Verfasser an einem einzigen guten Schnitt hätte erkennen können. Leider geht Verfasser auf die Lippenpapillen nicht näher ein und versichert nur, daß es dort geradeso sei; hier wo eine jede Papille einzeln bestimmbar ist, ließen sich sonst besonders eklatant seine Fehler aufweisen. Geradezu unglaublich falsch ist die Darstellung, die von den Kopfcentren gegeben wird. Hier werden mehrere Typen von motorischen Zellen unterschieden, von denen aber auch nicht eine existiert. In den schematischen Illustrationen hierzu — genaue Abbildungen werden von diesem Teil nicht gegeben — besitzen alle diese Zellen einen ungeheuren nach hinten laufenden Fortsatz, während sie in Wirklichkeit unipolar sind und nur einen Fortsatz nach vorn schicken. Von dem, was der eigentliche Schlundring enthält — Verfasser verwechselt den Schlundring mit den Kopfganglien — ist ihm überhaupt nichts bekannt, und aus dem Schema des Nervenlaufs im Kopf geht hervor, daß er das gliöse Bindegewebe vor dem Schlundring für ein Neuropil hält. Weiterhin glaubt Verfasser die alte Tatsache der merkwürdigen Muskelinnervation der Nematoden umstürzen zu können und findet dafür eine Innervation wie sonst im Tierreich. Die Tatsachenunterlagen dafür sind mit Methylenblau gefärbte Gliafasern und aus ihrer Scheide herausgeschrumpfte Nervenfasern. Besonders schön tritt das vollständige Unvorbereitetsein und die Oberflächlichkeit der Untersuchung in dem hervor, was über die Neurofibrillen gesagt wird. In den Sinnesnervenfasern der *Ascaris* kann man besonders mühelos das Verhalten der Neurofibrillen feststellen, und zwar handelt es sich stets um eine haar-

scharf gezogene axiale Neurofibrille. In andern Nerven sind sie anders angeordnet, jedenfalls stets in einer Weise, die an APÁTHY-präparaten sonnenklar zu demonstrieren ist. Diese Neurofibrillen hat nun Verfasser bei seinen Methylenblau-Totalpräparaten gar nicht zu Gesicht bekommen und beschreibt das durch die Fixierung vergröberte protoplasmatische Wabenwerk in Nervenfasern wie Ganglienzellen als Neurofibrillen! In einem Fall werden sogar die Fäserchen der Gliascheide als Neurofibrillen geschildert und angegeben, daß durch die oberflächlichen Neurofibrillen die Faser wie zerfranst aussieht! Ein näheres Eingehen auf sämtliche Irrtümer des Verfassers glaube ich mir ersparen zu können und bin überzeugt, daß ein jeder Kenner der — allerdings von den Wirbeltieren recht abweichenden — Nematodenhistologie mir zustimmen wird, daß man über diese kritiklose Arbeit zur Tagesordnung übergehen darf.

Literatur zu Teil I.

ST. APÁTHY (1893), Über die Muskelfasern von Ascaris nebst Bemerkungen über die von Lumbricus und Hirudo. Z. wiss. Mikrosk. Bd. X.

— (1894), Das leitende Element in den Muskelfasern von Ascaris. Arch. mikr. Anat. Bd. XLIII.

G. BRANDES (1899), Das Nervensystem der als Nemathelminthen zusammengefaßten Wurmtypen. Abhdl. Naturf. Ges. Halle. Bd. XXI.

O. BÜTSCHLI (1874), Beiträge zur Kenntnis des Nervensystems der Nematoden. Arch. mikr. Anat. Bd. X.

R. GOLDSCHMIDT (1903 a), Histologische Untersuchungen an Nematoden. I. Zool. Jahrb. (Anat.). Bd. XVIII.

— (1903 b), Über die sogenannten radiärgestreiften Ganglienzellen von Ascaris. Biol. Centralbl. Bd. XXIV.

— (1906), Mitteilungen zur Histologie von Ascaris. Zool. Anz. Bd. XXIX.

O. HAMANN (1895), Die Nemathelminthen. 2. Heft. Jena 1895.

R. HESSE (1892), Über das Nervensystem von Ascaris megalocephala. Diese Zeitschrift. Bd. LIV.

A. LOOSS (1905), The anatomy and Life History of Anchylostoma duodenale Dub. Rec. Egyptian Gov. School of Med. Vol. III.

M. RAUTHER (1906), Beiträge zur Kenntnis von Mermis albicans v. Lins. mit besonderer Berücksichtigung des Haut-Nerven-Muskelsystems. Zool. Jahrb. (Anat.). Bd. XXIII.

E. ROHDE (1885), Beiträge zur Kenntnis der Nematoden. Zool. Beitr. Bd. I.

— (1892), Muskel und Nerv. I. Ascaris. Zool. Beitr. Bd. III.

— (1894), APÁTHY als Reformator der Muskel- und Nervenlehre. Zool. Anz. Bd. XVII.

A. SCHNEIDER (1866), Monographie der Nematoden. Berlin 1866.

O. L. ZUR STRASSEN (1904), Anthraconema, eine neue Gattung freilebender Nematoden. Zool. Jahrb. Suppl. 7.

Erklärung der Abbildungen.

Die fettgedruckten Zahlen beziehen sich stets auf die im Text gegebene Nummer der betreffenden Ganglienzelle. Die Figuren sind in der lithographischen Ausführung gegenüber den Originalen um die Hälfte verkleinert.

Tafel II.

Fig. 1. Schematische Darstellung des Vorderendes von *Ascaris* mit eingetragenem Nervensystem, von der Bauchseite gesehen.

Fig. 2. Die Zusammensetzung der Gangl. cephal. lat. int., cephal. lat. int. post., nervi pap. later. maj. et min. der linken Körperseite. Der Inhalt des Nervenringes nicht erkennbar. Vor Zelle 64 sind 5 cm Faserverlauf weggelassen, um Zelle 26 auf das Bild zu bringen. Nach einem Methylenblautotalpräparat. Vergr. 380.

Fig. 3. Das Gangl. cephal. dors. mit der Zelle 47 innerhalb des Nervenringes. Methylenblautotalpräparat. Vergr. 380.

Fig. 4. Das Gangl. cephal. subdors. mit den beiden Bindegewebszellen. Methylenblautotalpräparat. Vergr. 380.

Fig. 5. Das Gangl. cephal. ventrale. Methylenblautotalpräparat. Vergr. 250.

Fig. 6. Ein Teil des Gangl. nervi papill. later. maj. im Schnitt, um die Formverhältnisse der drei Zellgruppen zu zeigen. CAJALS Silbermethode. (Nur der bequemeren Reproduktion wegen auch im Methylenblauton gedruckt.) Vergr. 590.

Fig. 7. Die beiden in direkter Kontinuität stehenden Ganglienzellen der hinteren Bauchlinie (s. Fig. 8). Methylenblautotalpräparat. Vergr. 380.

Fig. 8. Ein Stück der Bauchlinie hinter dem Gangl. ventr. I, um die eingestreuten Ganglienzellen zu zeigen, und die beiden in Fig. 7 stärker vergrößerten Zellen. Methylenblautotalpräparat. Vergr. 45.

Fig. 9. Das Gangl. ventr. I innerhalb des Bauchnerven. Die Nervenfasern sind nicht deutlich. Methylenblautotalpräparat. Vergr. 240.

Fig. 10. Die Gangl. ceph. lat. ext. innerhalb der rechten Seitenlinie. Methylenblautotalpräparat. Vergr. 250.

Fig. 11. Das Gangl. nervi papill. subventr. dextr. *st* die Stützfaser der Nervenfaser 50 (s. GOLDSCHMIDT 1903a). Methylenblautotalpräparat. Vergr. 380.

Fig. 12. Die Zelle 38 des Gangl. ceph. lat. ext. med. im Schnitt zur Demonstration der aranoiden Zellform. R. HEIDENHAINS Chromsäure-Hämatoxylin. (Methylenblauton nur in der Reproduktion.) Vergr. 600.

Tafel III.

Fig. 13. Methylenblautotalpräparat des ganzen Centralnervensystems mit den sämtlichen existierenden Ganglienzellen. Der Hautmuskelschlauch ist rechts subdorsal der Länge nach aufgeschnitten und nach Entfernung des Oesophagus

und der Lippen ausgebreitet. Der Nervenring erscheint wie ein Band eingelagert in sein gliöses Hüllgewebe. Die Körperlinien sind stark blau gefärbt, zwischen den Seitenlinien sind die Gewebsbrücken ausgespannt, die die durchschimmernden Excretionskanäle enthalten. Muskulatur gelb. Alle innerhalb der Subcuticula verlaufenden Nervenfasern schimmern hell durch. Bei dieser schwachen Vergrößerung sind nur die dunkelblau gefärbten Ganglienzellen sichtbar, ihre blassen Fortsätze nicht zu erkennen. Das Bild ist nur insofern schematisiert, als der Verlauf der Muskelfasern, der nur mühevoll wiederzugeben wäre, nur ungefähr dargestellt ist, und daß Ganglienzellen, die sich überdeckten, nebeneinander gezeichnet wurden, ferner daß auf differente Tinktion der einzelnen Zellgruppen, die die Präparate zeigen, keine Rücksicht genommen wurde.

Tafel IV.

Fig. 14. Halbschematische Darstellungen des Faserverlaufs außerhalb des Nervenringes. Genaue Erklärung im Text S. 112.

Über den Bau der Rückenaugen und die Histologie der Rückenregion der Oncidien.

Von

Wladimir Stantschinsky.

(Aus dem Zoologischen Institut Heidelberg.)

Mit Tafel V—VII und 1 Figur im Text.

Eine der interessantesten Eigentümlichkeiten der Oncidiiden bilden die bei den meisten Arten auf dem Rücken stehenden Augen, die sich in ihrem Bau wesentlich von den Kopfaugen der Gastropoda unterscheiden.

Diese Rückenaugen sind bald einzeln zerstreut (Arten der Gattung *Oncis*), bald dagegen zu Gruppen vereinigt (*Oncidium*) und sind meistens in die Haut einziehbar. Den Arten der Gattungen *Oncidina* und *Oncidinella*, ferner *Oncis lata* Plate, *Oncis coeca* Plate, *Oncidium amboine* Plate, *Oncidium multinotatum* Plate und *Oncidium aberrans* Semper fehlen die Rückenaugen.

Die Augen der Oncidiida sind ausgezeichnet durch eine invertierte Retina und das Vorhandensein eines blinden Fleckes, der wie bei den Wirbeltieren von dem Durchtreten des Sehnervs durch die Pigment- und Sehzellenschicht ins Innere des Auges hervorgerufen wird. Entdeckt wurden diese Augen von C. Semper, der sie im Jahre 1877 eingehend beschrieb.

In den seitdem verflossenen 30 Jahren wurden den Rückenaugen der Oncidien nur die zwei Seiten der kurzen Mitteilung v. Lendenfelds (85) gewidmet, in welcher er die Resultate seiner Untersuchung der Augen von *Oncidium daemelii* Semper darlegt. Die in neuester Zeit erschienene umfangreiche Arbeit Plates (93) über die Oncidiiden geht auf die Histologie der Augen nicht ein. Inzwischen erfuhren die Augen vieler andrer wirbelloser Tiere eine umfassende Bearbeitung mit Zuhilfenahme der modernen Methoden der mikroskopischen Technik,

was auf dem Gebiete der Augenhistologie eine ganze Reihe neuer Fragen entstehen ließ. Es war also jedenfalls von Interesse, auch die Rückenaugen der Oncidien erneut zu untersuchen, um so mehr, als sich dieselben in so wesentlichen Punkten von denen andrer wirbelloser Tiere unterscheiden.

Leider stand mir, der Seltenheit dieser Tiere wegen, kein wirklich histologisch konserviertes Material zur Verfügung, was der Untersuchung bedeutende Schwierigkeiten in den Weg legte; nur eine große Anzahl von Präparaten und eine möglichst verschiedenartige Färbung ermöglichten eine genauere Erforschung mancher histologischer Details.

Zu meiner Verfügung standen neun Oncidienexemplare, die das Heidelberger Zoologische Institut von Prof. Dr. H. Simroth erworben hatte. Drei derselben gehörten zu *Oncidium verruculatum* Cuv., die sechs übrigen waren neue Arten, die ich in meiner kürzlich veröffentlichten Arbeit als *Oncidium buetschlii*, *Oncidium meriakrii* und *Oncidium fungiforme* beschrieben habe[1]. *Oncidium buetschlii* war in vier Exemplaren vertreten, während die beiden übrigen Arten nur je durch ein Exemplar repräsentiert wurden.

Sämtliche neun Exemplare stammten von Queensland. Über ihre Konservierung kann ich nichts Bestimmtes sagen, doch war hierfür augenscheinlich Alkohol verwandt worden. Der Erhaltungszustand war im ganzen ein befriedigender, nur stellenweise hatte sich die Cuticula von dem unterliegenden Epithel abgehoben. Weniger gut war das mir aus dem Berliner Museum für Naturkunde freundlichst überlassene Material. Dasselbe bestand aus zwei Exemplaren von *Oncidium tumidum* Semp. und Hautläppchen vom Rücken von *Oncidium peronii* Cuv., *Oncidium multinotatum* Plate und *Oncis coriacea* Semp. Verhältnismäßig am besten war die Haut von *Oncidium peronii* Cuv. erhalten, während die andern Arten eine histologische Untersuchung nicht erlaubten. Auch dieses Material war augenscheinlich nur in Alkohol konserviert.

Große Schwierigkeiten bot die Färbung der aus solchem Material angefertigten Präparate. Die meisten von mir versuchten Färbungsmethoden ergaben nicht die gewünschten Resultate; nur die folgenden waren zu histologischen Zwecken anwendbar: 1) Hämatoxylin nach Delafield, Säurefuchsin-Pikrinsäure nach van Gieson, 2) Jod-Jodkali-Goldchlorid-Anilinwasser nach Nabias und 3) Eisenhämatoxylin nach Bütschli

[1] Zoologische Jahrbücher. Abteil. f. Systemat. Bd. 25. 1907. S. 353.

oder HEIDENHAIN. Letztere Färbung ergab die besten Resultate. Nach Eisenhämatoxylin wandte ich zur Nachfärbung starke Lösungen von Orange an, wodurch sämtliche faserige Gebilde sich sehr schön differenzierten.

Schließlich verwendete ich noch die Kerntinktion durch Boraxkarmin und nachfolgende Methylenblaufärbung. Letztere Behandlung dient bekanntlich zur Differenzierung sämtlicher drüsiger und schleimiger Elemente.

Die Objekte wurden in Paraffin eingebettet und in Schnitte von 5—7, bisweilen von 3 μ, zerlegt.

Die vorliegende Arbeit wurde im Zoologischen Institut der Universität Heidelberg begonnen auf Veranlassung meines hochverehrten Lehrers Herrn Prof. Dr. O. BÜTSCHLI, dem, meine tiefgefühlteste Dankbarkeit für sein stets gütiges Entgegenkommen an dieser Stelle auszudrücken, mir eine besondere Genugtuung gewährt. Meinen Dank spreche ich auch Herrn Prof. A. SCHUBERG für viele wertvolle Ratschläge aus. Beendet wurde die Arbeit im Institut für Vergleichende Anatomie der Universität Moskau. Dem Direktor dieser Anstalt, Herrn Prof. M. MENZBIER, bin ich für seine liebenswürdige Erlaubnis, in genanntem Institut zu arbeiten, gleichfalls zu bestem Danke verpflichtet.

Der Rücken der Oncidien besitzt eine für jede Art äußerst charakteristische Skulptur. Bisweilen ist er eine beinah glatte, leicht gewellte Fläche, meistens jedoch wird er von verschieden großen Papillen und Granula bedeckt. Die Anordnung dieser Gebilde auf dem Rücken und ihre Dimensionen verleihen jeder Art ein bezeichnendes Gepräge und bilden ein systematisch äußerst wichtiges Merkmal. Die Struktur des Rückens der verschiedenen Arten wurde deshalb bereits in den verschiedenen systematischen Arbeiten genauer besprochen (SEMPER [77, 1], PLATE [93], STANTSCHINSKY [07]). Ich muß sie daher nur insoweit berühren, als dies zum besseren Verständnis der histologischen Eigenarten des Mantels der einzelnen Arten nötig erscheint. Bezeichnend für die verschiedenen Species ist auch die durch das Hautpigment bedingte Färbung des Rückens. Die auf dem Rücken zerstreuten Augen sind bisweilen schon mit bloßem Auge als schwarze Pünktchen zu erkennen. Bei *Oncidium*, wo sie in Gruppen angeordnet sind, sind sie bald (z. B. bei *Oncidium verruculatum*) zu unregelmäßigen Gruppen vereinigt, bald regelmäßig um eine mittelständige Papille angeordnet und besitzen in letzterem Fall die Fähigkeit, sich tief in die Haut einzustülpen. Die Anzahl der Augen variiert

Digitized by Google

meistens selbst innerhalb ein und derselben Art. Nach den Untersuchungen SEMPERS lassen sich die bedeutendsten Schwankungen bei *Oncis coriacea, Oncidium ambiguum* und *verruculatum* feststellen. Bei letzterer Art steht die Zahl der Rückenaugen in direkter Beziehung zum Alter des Tieres: kleine Exemplare besitzen mehr als größere. »Es beweist dies wohl unwiderleglich, daß mit dem Alter dieser Tiere die Zahl der Augen abnimmt« bemerkt SEMPER (77, 2 S. 5).

Histologie des Mantels.

Die Körperwand der Rückenseite, die häufig nicht ganz richtig als Mantel bezeichnet wird, besitzt bei den Oncidien eine bedeutende Dicke, da unter dem von einer dünnen Cuticula überzogenen Epithel eine Bindegewebs- und Muskelschicht liegt, die eine große Zahl von verstreut liegenden Blutsinusen und Nerven enthält. Dieser Umstand berechtigt uns durchaus, die ganze Körperwand einfach als Haut zu bezeichnen.

In der bindegewebigen Haut der Oncidien lassen sich, ebenso wie in der andrer Pulmonaten, mit größerer oder geringerer Deutlichkeit zwei Schichten unterscheiden: eine äußere bindegewebereichere Schicht und eine innere Muskelschicht.

Im folgenden will ich erst eine allgemeine Charakteristik der verschiedenen histologischen Elemente entwerfen und dann auf die Besonderheiten einer jeden Art hinweisen.

Das Epithel (Taf. V, Fig. 1, 2, 3 und 4 *e*). Das einschichtige Cylinderepithel wird von einer dünnen, 1,5—2 μ dicken Cuticula bedeckt (*ct*). Die Epithelzellen haben in Flächenansicht das Aussehen von dicht aneinander gedrängten Polygonen. Die inneren, etwas zugespitzten Enden der Zellen zeigen auf den Längsschnitten zwischen sich Lücken, die von dem unterliegenden Bindegewebe ausgefüllt werden. Die Höhe der Zellen ist an verschiedenen Stellen wechselnd, was mit dem verschiedenen Kontraktionszustand der Haut im Zusammenhang steht. An den Stellen, wo die Papillen eingestülpt sind, werden die Epithelzellen stark seitlich zusammengedrückt und erscheinen daher hoch und schmal, wogegen die ausgestülpten Papillen von niedrigem, nahezu kubischem Epithel überkleidet werden. Dem inneren Ende der Zellen genähert liegen die rundlichen oder ovalen chromatinarmen Kerne (*ek*). Das Protoplasma weist eine deutliche Wabenstruktur mit senkrecht angeordneten Wabenreihen auf und bildet unter der

Digitized by Google

Cuticula einen auf Längsschnitten schön sichtbaren Alveolarsaum (Taf. VII, Fig. 1 *as*).

Auf Flächenschnitten (Taf. V, Fig. 3) kann man erkennen, daß sich vom Bindegewebe aus in die Zwischenräume zwischen den Epithelzellen Kittleisten einschieben (*kt*); zwischen denselben bemerkt man kleine Höhlungen, die Intercellulargänge, die sich bis unmittelbar unter die Cuticula erstrecken, wo sie ein Maschenwerk von feinsten Kanälchen bilden (Taf. V, Fig. 1, 2, 3 *ig*). An der Innenwand eines jeden Kanälchens verläuft eine durch HEIDENHAINsches und DELAFIELDsches Hämatoxylin intensiv färbbare Spiralfibrille (*if*), die sowohl auf Flächen-, als auch auf Vertikalschnitten deutlich erkennbar ist.

Intercellulargänge im Epithel der Mollusken wurden bereits von LEYDIG (76 u. 83), CARRIÈRE (82) und NALEPA (83) beschrieben; letzterer Autor wies durch Injektionen ihren Zusammenhang mit dem Blutgefäßsystem bei den Pulmonaten nach. Bei den Oncidien bestehen gleichfalls ähnliche Beziehungen. Der allmähliche Übergang der Blutsinuse des Coriums in die Intercellulargänge des Epithels läßt sich bei *O. verruculatum* verfolgen. Die Blutsinuse bilden bei dieser Art unter dem Epithel ein ganzes Maschenwerk von Kanälen, das selbst an Totalpräparaten von in Nelkenöl aufgehellten Hautstückchen deutlich hervortritt (Taf. VI, Fig. 19 *cnz*). Von diesem Netzwerk aus steigen feine Kanälchen zwischen die Zellen des Epithels hinauf, wo sie sich mit den Intercellulargängen vereinigen (Taf. V, Fig. 1 *cl*). LEYDIG und NALEPA nehmen an, daß die Intercellulargänge die Beziehung des Blutgefäßsystems mit dem äußeren Medium vermitteln und dem Wasser den Zutritt zum Blut ermöglichen. CARRIÈRE ist dagegen der Ansicht, daß sie bei der ausscheidenden Tätigkeit der Haut eine Rolle spielen. NALEPA gibt die Möglichkeit einer solchen Funktion neben der ersteren zu, besonders in bezug auf die Schalenbildung.

Bei den schalenlosen, ein amphibisches Leben führenden Oncidien haben die Intercellulargänge, meiner Ansicht nach, jedenfalls eine besonders wichtige Bedeutung für den Atmungsprozeß, da bei den meisten Formen dieser Familie zweifellos die ganze Hautoberfläche zur Atmung unter Wasser dient. Der oben erwähnten Spiralfibrille kommt wohl eine formative Bedeutung zu und bestimmt dieselbe bei der Kontraktion der Kanalwandungen die Bewegungsrichtung des Blutstromes[1].

---

[1] Ähnliche Fibrillen wurden von ZIMMERMANN (98) in den Lymphgängen des menschlichen Darmepithels nachgewiesen. KOLTZOFF erwähnt in seinen »Studien über die Gestalt der Zelle. Untersuchungen über die Spermien der Decapoden

Die Drüsen. Zwischen den Epithelzellen münden die Ausführgänge einzelliger Drüsen. Bei den von mir untersuchten Oncidien finden sich in der Rückenhaut drei verschiedene Arten von Drüsenzellen: 1) kleine Drüsen mit kurzen Ausführgängen, deren Inhalt sich schwach oder gar nicht färbt; 2) Drüsenzellen von ebensolcher Größe, doch mit längeren Ausführgängen, deren Inhalt sich intensiv mit HEIDENHAINschem Hämatoxylin färbt; 3) große Drüsenzellen mit eigenartigem Secret und einem mit Sphincter versehenen Ausführgang.

Die kleinen einzelligen Drüsen des ersten Typus (Taf. V, Fig. 1, 4, 5 *d*) sind äußerst zahlreich und über die ganze Rückenhaut verstreut; meistens sind sie gleichmäßig über die Seiten und Gipfel der Papillen verteilt, bisweilen bilden sie jedoch Anhäufungen auf den Gipfeln. Sowohl nach Größe und Gestalt, als auch hinsichtlich ihrer Lagebeziehungen zum Epithel weisen sie eine ganze Reihe individueller Schwankungen auf. Meist sind sie flaschenförmig mit verdicktem inneren Ende, das in das Corium hinabreicht. In andern Fällen ist ihre Gestalt unbestimmter, ihr Umriß wellig und das innere Ende tiefer eingesenkt. Diese Eigentümlichkeiten hängen wohl von der in der Drüse befindlichen Secretmenge und von dem Druck ab, welchen eine jede Zelle durch das umliegende Gewebe erleidet. Die Länge der Zellen übertrifft die der Epithelzellen annähernd zwei- bis dreimal. Sämtliche Zellen besitzen einen glashellen, sich meist gar nicht tingierenden Inhalt. Die Protoplasmareste lassen sich nur an der Zellmembran erkennen, während die runden und noch häufiger ovalen, zuweilen stark gebogenen Kerne an den proximalen Pol der Zelle verdrängt worden sind. Dieselben sind stark färbbar, da sie eine große Anzahl von Chromatinkörnern enthalten.

Es ist von Interesse, daß von diesen Zellen eine ganze Reihe von Übergängen zu den in den äußeren Hautschichten des Rückens überall zerstreuten Schleimzellen des Bindegewebes (Taf. V, Fig. 4 *sl*) führen. Der rundliche, sehr chromatinreiche Kern der letzteren liegt in der Mitte des stark vacuolisierten Protoplasmas. Die Vacuolen erscheinen hell, während das Protoplasma nur ganz schwach gefärbt ist. Neben solchen typischen Schleimzellen begegnen wir andern, in denen die Vacuolen

als Einleitung in das Problem der Zellengestalt« (05) der Arbeit ZIMMERMANNS und gibt seiner Meinung über die Bedeutung einer solchen Fibrille Ausdruck: »Eine einzige solche Fibrille genügt bei gewissen Veränderungen in der angrenzenden Protoplasmamembran bereits, um die beständige bestimmte Richtung der intercellularen Lymphströmungen anzudeuten« (S. 526). Analoge Verhältnisse finden wir auch im Mantelepithel der Oncidien.

Digitized by Google

an Größe zugenommen haben, zusammengeflossen sind und so eine einzige große, die ganze Zelle ausfüllende Vacuole bildeten, die den Kern zur Seite geschoben hat. Solche Zellen sind auf derselben Figur (Taf. V, Fig. 4 *sl'*) dargestellt. Hier finden sich ferner noch zwei ebensolche Zellen, deren äußerer Teil sich gegen das Epithel verlängert hat (Fig. 4 *sl²*). Wenn sich dieser Auswuchs zwischen die Epithelzellen hineinschiebt, so hätten wir bereits eine typische einzellige Drüse vor uns.

Es läßt sich also in der Haut der Oncidien dasselbe beobachten, was Plate (98) bei einigen Janelliden nachgewiesen hat. Die von ihm beobachteten Übergänge der einzelligen Drüsen zu den Schleimzellen lassen ihn sich der Ansicht anschließen, daß diese Drüsen bei den Mollusken nicht epithelialen, sondern bindegewebigen Ursprunges seien[1]. Doch erscheint es zunächst keineswegs ausgeschlossen, daß die Schleimzellen selbst unter die Hautoberfläche gerückte und veränderte Epithelzellen sind.

Ein ganz andres Aussehen zeigen die Drüsenzellen des zweiten Typus (Fig. 5 *dr*). Diese treten bedeutend seltener auf, als die des ersten Typus und sind anscheinend nicht bei allen Arten vorhanden. Ihr Inhalt wird von Heidenhainschem Eisenhämatoxylin stark gefärbt und besteht aus feinen Körnchen und Stäbchen, die sämtliche Hohlräume des die Zellen völlig einnehmenden Protoplasmas ausfüllen. Der rundliche Kern liegt in der Mitte des verdickten Teiles; der geschlängelte Ausführkanal hat in manchen Fällen eine bedeutende Länge, was mit der tiefen Lage dieser Zellen in der Haut im Zusammenhang steht.

Da ich bisweilen Zellen mit genau ebensolchem Inhalt sehr tief unter der Hautoberfläche antraf, und all meine Bemühungen, einen Ausführkanal derselben zu entdecken, fruchtlos blieben, so halte ich es für möglich, daß auch diese Drüsen bindegewebigen Ursprunges sind.

Eine ganz eigenartige Struktur weisen die großen einzelligen Drüsen auf (Fig. 6 u. 7 *Dr*). Dieselben übertreffen die eben beschriebenen des ersten und zweiten Typus bedeutend an Größe, indem sie die 10- bis 50fache Länge der Epithelzellen erreichen (bis 0,4 mm). Ihre Größenverhältnisse sind auf Fig. 6 wiedergegeben, welche den Gipfel einer in Nelkenöl aufgehellten Papille von *Oncidium meriakrii* darstellt. Ich

[1] Plate erwähnt in seiner Arbeit genauer die Autoren, die sich zugunsten der Theorie des bindegeweblichen oder epithelialen Ursprunges der Drüsen bei den Mollusken ausgesprochen haben. Ich halte es daher für überflüssig, an dieser Stelle genauere Literaturangaben zu machen und verweise alle, die sich für die erwähnte Frage interessieren, auf die genannte Arbeit (S. 207—208).

bemerke dazu noch, daß die großen Drüsen bei *O. meriakrii* kleiner sind als bei andern Arten.

Die großen Drüsen sind bald einzeln, bald in Gruppen über den ganzen Rücken zerstreut, und ihre Ausführgänge münden gewöhnlich an den Papillengipfeln. An der Mündungsstelle der Ausführgänge bemerkt man stets ein kleines, vom Epithel und der Cuticula ausgekleidetes Grübchen; betrachtet man es von (Fig. 6) oben, so erscheint es länglich oder Y-förmig. Am verbreiterten Ende dieser epithelialen Einsenkung mündet der mehr oder weniger lange, mit einem starken und eigenartig gebauten Sphincter (*Sph*) versehene Ausführgang der Drüse (Fig. 7 u. 8 *ag*). Fig. 8 stellt einen Längsschnitt durch den Ausführgang einer großen Drüse von *Oncidium buetschlii* dar. Zu beiden Seiten des feinen, von einer eignen Membran ausgekleideten Ausführganges (*ag*) liegt je eine lange Reihe von rundlichen Zellen mit besonderen, stark färbbaren, dem Ausführgange zugekehrten Fortsätzen und rundlichen, chromatinarmen Kernen (*smz*). Fig. 9, ein Querschnitt durch den Ausführgang einer ebensolchen Drüse, zeigt, daß die Fortsätze dieser Zellen den Gang in ein bis zwei Windungen umziehen und sich dann scheinbar an die Membran desselben befestigen. Die geißelartigen Fortsätze dieser Zellen zeigen eine fibrilläre Struktur und färben sich ebenso wie die contractile Substanz der Muskelzellen; bei der Doppelfärbung durch HEIDENHAINsches Hämatoxylin und Orange färben sie sich jedoch mit Hämatoxylin weniger intensiv als die contractile Substanz. So haben wir denn hier eigenartig modifizierte Muskelzellen vor uns, deren Sarcoplasma sich mit dem Kern an das eine Ende der Zelle verschoben hat, während die contractile Substanz am andern Ende in Form eines langen Fortsatzes auftritt. Da diese contractilen Fortsätze den Ausführgang umwinden, so führt ihre Kontraktion zur schnellen und vollständigen Schließung des Ganges. Bei gleichzeitiger Kontraktion der Muskelzellen des Sphincters und der Muskelzellen des die Drüse umgebenden Gewebes, muß sich das Secret nach außen entleeren. Die Dimensionen des Sphincters hängen direkt von der Länge des Ausführganges ab. Zum Sphincter ziehen Nervenverästelungen, doch konnte ich leider die Verbindungsweise dieser eigenartigen Muskelzellen mit den Nervenfasern nicht verfolgen.

Die Drüse selbst zeigt die für einzellige Drüsen überhaupt bezeichnende Flaschenform (Fig. 7). Am Boden der Flasche befindet sich der etwas ausgebogene große spindelförmige Kern mit zahlreichen Chromatinkörnern; Plasmareste kann man nur noch an der Wand der

Drüse, hauptsächlich um den Kern erkennen. Von außen wird die Zellmembran der Drüse noch durch eine besondere bindegewebige Hülle mit darin verstreuten gewöhnlichen Bindegewebskernen (*Bk*) bekleidet. Der Drüseninhalt ist ein sehr eigenartiger. Er ballt sich zuweilen zu einer Kugel zusammen oder zerfällt in zwei verschiedene Teile, einen oberen mit faseriger Struktur und einen unteren, nahezu homogenen. Bei Doppelfärbungen mit Hämatoxylin wird der obere Teil stets höchst intensiv gefärbt, während sich der untere mit Säurefuchsin, Pikrinsäure oder Orange stärker tingiert.

Das Bindegewebe hat in den äußeren Hautschichten das Übergewicht und besteht aus einem Fasergeflecht, in dessen Zwischenräumen verschiedene bindegewebige Zellelemente eingebettet sind, und zwar: 1) Kleine spindelförmige oder sich verzweigende Zellen mit unbedeutenden, stark färbbaren, ovalen Kernen. Häufig lassen sich die Zellgrenzen nicht erkennen, und die Kerne scheinen zwischen den Fasern zerstreut zu liegen. Diese Zellen sind überall vorhanden, ihre Kerne treffen wir in den Nervenhüllen, denen der Blutsinuse, der großen Drüsen und der verschiedenen Elemente der Augen (Taf. V, Fig. 1, 8, 13, 14; Taf. VI, Fig. 20, 21, 22, 27; Taf. VII, Fig. 36, 38 [*bz*, *bk*, *nhk*, *Lhk*, *Bhk*]). 2) Große rundliche Zellen (Schleimzellen) mit hellem, schwach färbbarem Protoplasma, das große Vacuolen enthält. Die Kerne sind rundlich und liegen entweder im Centrum der Zelle oder sind zur Oberfläche verschoben (Fig. 4 *sl*). Diesen Schleimzellen begegnen wir hauptsächlich in den äußeren Hautschichten, und ihre Beziehungen zu den einzelligen Drüsen des ersten Typus wurden schon oben besprochen. 3) Meist stark verzweigte Pigmentzellen (Fig. 4 u. 10 *pz*), die besonders häufig in den äußeren Hautschichten vorkommen. Durch Anastomosen ihrer Fortsätze kann unter dem Epithel eine Art Netzwerk zustande kommen (Fig. 6 *pz*). Das hell- oder dunkelbraune Pigment (*p*) ist feinkörnig; den kleinen rundlichen Kernen fehlt das Chromatin beinahe völlig. Außer diesen verzweigten Zellen mit feinkörnigem Pigment stoßen wir noch auf Pigmentzellen ohne Fortsätze, mit gröberen Pigmentkörnern, ja selbst mit einem einzigen großen Pigmentkorn (*p*) (Fig. 10 *a*, *b*, *d*). Von den einen zu den andern führen eine ganze Reihe allmählicher Übergänge. Auf Taf. V sind mehrere solche Übergangsformen dargestellt (Fig. 10 *a*—*f*). Man gewinnt den Eindruck, als wenn das Pigment sich anfangs in großen Körnern anlege und erst später in feine Körnchen zerfiele, während die Zelle selbst sich zu verästeln beginnt.

Alle drei Typen von spezialisierten Bindegewebszellen sind durch

Übergangsformen mit kleinen, protoplasmareichen, indifferenten Zellen verbunden (Fig. 1, 4 *iz*). Die Kerne letzterer sind rund und intensiv färbbar, das Protoplasma nicht vacuolisiert. In dem einen Falle dehnen sich diese Zellen in die Länge, die Kerne nehmen eine spindelförmige Gestalt an, kurz, die Differenzierung schlägt die Richtung zu der Bindegewebszelle des ersten Typus ein; im andern Falle wird das Protoplasma unbedeutend vacuolisiert, die Zelle quillt gewissermaßen auf und bildet ein Übergangsstadium zu den Schleimzellen (Fig. 4 *iz'*); endlich begegnen wir indifferenten Zellen mit Spuren von im Entstehen begriffenen Pigmentkörnern (Fig. 10 *a*).

Die bindegewebige Haut ist ferner von einer großen Anzahl Muskelzellen (*mz*) durchsetzt. Diese liegen hauptsächlich in den inneren Schichten und bilden hier kompakte Geflechte, die Hautmuskelschicht. Hier verlaufen die Muskelzellen in verschiedenen Richtungen, hauptsächlich aber der Länge und Quere nach, oder sie verbinden, nach außen hinziehend, die untere Muskelschicht mit dem Epithel. Subepithelial verästeln sich die Muskelzellen, dringen in die Zwischenräume zwischen den Epithelzellen ein und befestigen sich hier an die Kittleisten. Sie dienen zur Einstülpung der Papillen und Wärzchen. Die Ausstülpung der Papillen bewerkstelligen Muskelzellen, die das Epithel der gegenüberliegenden Seiten der Papille verbinden. Sie verlaufen in verschiedener Richtung, entweder der Oberfläche parallel, oder biegen in der Mitte nach innen aus.

Die Muskelzellen sind äußerst lang ausgezogen; ihre contractile Substanz (Fig. 11 *cn*) umgibt das mittelständige Sarcoplasma (*pr*), in dem auch der chromatinarme ovale Kern (*mk*) eingebettet liegt. Die contractile Substanz besteht aus feinen Fibrillen, die in schwach gewundenen Spirallinien den Sarcoplasmakörper umwinden. Diese Verhältnisse lassen sich sowohl an Längsschnitten durch die Muskelzellen (Fig. 11 *a*), als auch an Querschnitten bei Drehung der Mikrometerschraube beobachten. Bei Doppelfärbung mit HEIDENHAINschem Hämatoxylin-Orange tingieren sich die Fibrillen besonders intensiv, während das Sarcoplasma kaum gefärbt ist. Diese Doppelfärbung macht es möglich, in den Muskelzellen noch ein neues Element, und zwar besondere elastische Fibrillen, die wahrscheinlich die Bedeutung von Stützelementen besitzen, zu erkennen. Wie auf den Querschnitten von Muskelzellen (Fig. 11 *b*) erkennbar, sind ein, zwei bis zehn dieser Fibrillen (*ef*) an der Grenze zwischen der contractilen Substanz und dem Sarcoplasmakörper der Zelle eingelagert. Bei Drehung der Mikrometerschraube können wir uns leicht davon überzeugen, daß dieselben

Digitized by Google

gleichfalls Spiralwindungen beschreiben, wenn das Gewinde auch etwas gedrängter ist, als das der Fibrillen der contractilen Substanz. Die elastischen Fibrillen tingieren sich äußerst intensiv mit Eisenhämatoxylin und heben sich dadurch scharf von dem durch Orange gefärbten contractilen Teil und dem nahezu farblosen Sarcoplasma ab.

Beim Studium der Enden der Muskelzellen (Fig. 12) kann man bemerken, daß an den Stellen, wo sie sich gegen das Epithel verzweigen, dieser Verästelung eine Spaltung der elastischen Fibrillen vorausgeht; sowohl der sarcoplasmatische, als auch der contractile Teil verschwinden nach und nach, und nur die elastischen Fibrillen setzen sich weiter fort. Sie dringen zwischen die Epithelzellen ein, heften sich an die zwischen denselben befindlichen Kittleisten an (Fig. 12) und übernehmen so die Rolle von Sehnen an den Muskelzellen. Es kann gar kein Zweifel obwalten, daß die Bedeutung dieser Fibrillen in den Muskelzellen eine formative[1] ist.

Überall in der Haut stoßen wir auf mehr oder weniger ansehnliche Nerven, welche Verästelungen der drei Paare von Pleuralnerven darstellen.

An einem jeden bedeutenderen Nervenstrang läßt sich eine Bindegewebshülle (Fig. 13 u. 14 *nh*) mit darin zerstreuten Kernen (*nhk*) unterscheiden. Diese Hülle umgibt den Nervenstrang mit seinen zahlreichen Fibrillen (*nf*). Diese letzteren verflechten sich untereinander und werden von einer glashellen, von einem spinngewebigen Gewebe durchsetzten Substanz umgeben. Eigentliche Nervenfasern konnte ich im Nervenstrang nicht unterscheiden, was den Eindruck erweckt, als wenn die eine jede Fibrille umgebende Substanz, wahrscheinlich Apáthys myelinhaltige Perifibrillärsubstanz, zu einer einheitlichen Masse verschmolzen sei. Innerhalb des Nervenstranges, namentlich an den Rändern desselben, begegnen wir kleinen ovalen oder rundlichen Kernen, die den Bindegewebskernen sehr ähnlich sind und sich hauptsächlich

[1] Koltzoff (05) nimmt an, daß sämtlichen Fibrillen der Muskelzellen die Bedeutung von Skeletgebilden zukommt, welche die ungeordnete Bewegung des Protoplasmas in eine in bestimmter Richtung wirkende Kontraktion umwandelt. Daß tatsächlich in den Muskelzellen Skeletbildungen vorhanden sind, ist zweifellos, sonst wäre weder die Gestalt, noch die Kontraktion der Zellen erklärbar, doch will es mir scheinen, daß wir schon deshalb nicht sämtlichen Fibrillen ausschließlich die Bedeutung von Skeletelementen beimessen können, weil der protoplasmatische Teil in der Mehrzahl der Fälle einen im Verhältnis zum fibrillären, »contractilen«, wie er gewöhnlich bezeichnet wird, zu geringen Raum einnimmt. Ich bin der Ansicht, daß die »contractilen Fibrillen« wirklich contractil sind und aus diesem Grunde voraussichtlich eine eigenartige Struktur besitzen.

Digitized by Google

durch ihre Chromatinarmut und ihre mehr rundliche Gestalt unterscheiden. Es sind die Kerne von Nervenzellen (Fig. 13 *kgz*). Außer diesen kleinen Ganglienzellen kann man auch größere, mit großen runden Kernen beobachten. Bisweilen trifft man letztere innerhalb der Nervenstränge an, meistens jedoch an den Ursprungsstellen der einzelnen Nervenstränge (Fig. 16 *g.gz*). Die Konturen der Ganglienzellen sind auf meinen Präparaten sehr undeutlich, weshalb es mir nicht gelungen ist, die Anzahl ihrer Fortsätze zu bestimmen und mir Klarheit über ihre Beziehungen zu den Nervenfasern zu verschaffen. Die sensiblen und motorischen Fasern sind in einem Strange vereinigt. Letztere gehen in Form kleiner Äste oder einzelner Fasern auf der ganzen Ausdehnung vom gemeinsamen Stamme ab. Leider verhinderte mich das mangelhaft konservierte Material daran, ihr Schicksal bis zur Vereinigung mit den Muskelzellen zu verfolgen. Was die sensiblen Fasern und deren Beziehungen zu den sensiblen Zellen angeht, so glückte es mir, darüber eine gewisse Klarheit zu gewinnen. Auf ihre Beziehungen zu den Sehzellen werde ich weiter unten, bei der Beschreibung des Auges, näher eingehen, hier will ich nur die epithelialen Sinneszellen und die besonderen epithelialen Sinnesorgane, die bei allen von mir untersuchten Arten nachzuweisen waren, erwähnen.

Das Vorhandensein von Sinneszellen im Epithel der Oncidien wurde zuerst von v. Lendenfeld (85) nachgewiesen. Er gibt an, daß zwischen den Epithelzellen »are slender sensitive cells, particulary abundand round the eyes or on the sides of the tubercles (blind species)«, was auch mit meinen Beobachtungen völlig übereinstimmt. Doch muß ich darauf hinweisen, daß die Sinneszellen nicht nur an den Seiten der Papillen, sondern auch an ihren Gipfeln sitzen, und zwar nicht nur bei blinden Arten, sondern auch bei den mit Rückenaugen versehenen auf den augenlosen Papillen.

Die Sinneszellen (Fig. 15 u. 16 *si*) sind äußerst fein, und ihre verbreiterten unteren Enden liegen meist subepithelial, so daß nur ihr langer und feiner Fortsatz zwischen den Epithelzellen hindurch bis zur Cuticula emporsteigt. Leider verhinderte mich die mangelhafte Konservierung, die Endigungen der Sinneszellen unter der Cuticula genauer zu verfolgen, und das Schicksal, welches die Nervenfibrillen in den Sinneszellen erleiden, festzustellen. Nur stellenweise gelang es überhaupt, das Vorhandensein von Nervenfasern unter der Cuticula und von noch feineren, in das Innere der Zellen hineinragenden Fortsätzen derselben nachzuweisen. Fig. 15 stellt die deutlichsten von mir gesehenen Hautsinneszellen dar (*si*). Wir sehen hier drei Sinneszellen

am Gipfel einer Papille von *Oncidium peronii*, an der Seite eines halb eingezogenen Auges. Die eigentlichen Zellkörper mit ihren rundlichen blassen Kernen liegen unter den lang ausgezogenen Epithelzellen, zu denen sich die stützenden Fibrillen der Muskelzellen (*ef*) hinziehen. Von unten her tritt an die Sinneszelle eine Nervenfaser heran (*nv*). Ähnliche Sinneszellen wurden von RETZIUS (92) für die Limaciden beschrieben.

An den Gipfeln einiger großen und kleinen Papillen bilden diese Sinneszellen Gruppen, so daß wir hier von einem besonderen epithelialen Sinnesorgan sprechen können. Schon bei Betrachtung der in Nelkenöl aufgehellten Hautstückchen kann man an den Gipfeln mancher Papillen ein rinnenförmiges Grübchen wahrnehmen. Die die Ränder und den Boden dieses Grübchens auskleidenden Epithelzellen erscheinen bei der Betrachtung von oben äußerst klein, bedeutend kleiner als an andern Stellen. Auf Schnitten durch diese Stellen bemerkt man, daß die Epithelzellen an den Seiten der Vertiefung und an deren Boden tatsächlich äußerst schmal und bedeutend verlängert sind (Fig. 16 *e*), weshalb ihre Kerne hier nicht rund, sondern oval sind. An den Seiten der Einsenkung münden häufig zahlreiche Drüsen vom ersten Typus (*d*), während sich bei einigen Arten (*Oncidium verruculatum, buetschlii*) hier in der Regel Drüsenzellen mit dunklem, durch HEIDENHAINsches Hämatoxylin gefärbtem Inhalt (zweiter Drüsentypus *dr*) finden. Unmittelbar unter der Einsenkung liegen eine oder mehrere eigentümliche große Zellen (*giz*) mit großem Kern und eigenartigem Inhalt, der sich seiner Struktur und Färbung nach den Linsenzellen der Rückenaugen und dem Secret der großen Drüsen wesentlich nähert. Ebenso wie bei letzteren, besteht derselbe aus zwei Teilen: einem oberen faserigen, intensiver sich färbenden und einen verhältnismäßig homogenen unteren. Bei Doppelfärbungen tingiert sich der obere Teil mit Hämatoxylin, der untere mit Fuchsin, Pikrinsäure und Orange. Der Kern ist oval, mit einem Nucleolus und unbedeutenden Chromatinkörnchen.

Von den tieferen Hautschichten her zieht zu diesem Sinnesorgan ein Nerv (*N*) mit allen für einen solchen bezeichnenden Elementen: der Bindegewebsmembran und den kleinen Ganglienzellen. Kurz bevor er die gigantischen Zellen erreicht, beginnt er sich zu verästeln und zeigt eine bedeutende Zahl von großen Ganglienzellen an den Verästelungsstellen (*g. gz*). Die feinen Nervenästchen, bzw. die einzelnen Fasern, ziehen zum Teil zu den gigantischen Zellen hin, um welche sie herumbiegen, zum Teil gehen sie zum Epithel, um dort mit den zahlreichen subepithelialen Sinneszellen (*si*) in Verbindung zu treten.

Digitized by Google

Letztere dringen bisweilen tief in das Corium ein und sind mit langen Fortsätzen versehen, die zwischen die schmalen Epithelzellen am Boden und an den Seiten der Einsenkung hineinragen. Über die eventuellen Beziehungen der großen Ganglienzellen zu den mit den Sinneszellen in Verbindung tretenden Nervenfasern, konnte ich mir keine genügende Klarheit verschaffen. Auch die Bedeutung der gigantischen Zellen in diesem Organ wurde mir nicht klar. Es ist von Interesse, daß es auf einigen Präparaten, so z. B. dem auf Fig. 18 (Taf. VI) abgebildeten, das einen Teil des epithelialen Sinnesorgans von *O. peronii* darstellt, festzustellen gelang, daß die Nervenverästelungen unmittelbar an die gigantischen Zellen herantreten und sie von allen Seiten mit ihren Fasern umspinnen (*nv*). Doch ist es mir trotz eifrigen Bestrebens nicht geglückt, das Schicksal der einzelnen Nervenfasern zu verfolgen.

Das geschilderte Sinnesorgan wurde von SEMPER zuerst bei *Oncidinella Steindachneri* entdeckt und in seiner von den Rückenaugen der Oncidien handelnden Arbeit beschrieben. Aus der Beschreibung und der Textfigur ist ersichtlich, daß die von SEMPER geschilderten Organe mit den von mir beschriebenen identisch sind und sich von letzteren hauptsächlich nur durch eine besondere linsenförmige Verdickung der Cuticula über der Epitheleinsenkung unterscheiden. Die von SEMPER zwischen den gigantischen Zellen und dem Epithel beobachtete Faserstruktur bedeutet wahrscheinlich nichts andres, als die Sinneszellen mit ihren Fortsätzen und die stets vorhandenen, die gegenüberliegenden Seiten der Papillengipfel verbindenden Muskelzellen. Bei den übrigen von SEMPER untersuchten Arten fanden sich analoge Bildungen vor; da er aber keine Cuticularverdickungen entdecken konnte und der Sinneszellen überhaupt nicht erwähnt, so wird der Irrtum, in den er verfiel, leicht begreiflich: er faßte nämlich die epithelialen Sinnesorgane als Bildungsstadien der Augen auf.

Nachdem ich im vorstehenden eine allgemeine Charakteristik der histologischen Elemente der Rückenhaut entworfen habe, will ich jetzt kurz auf die Besonderheiten hinweisen, welche für die einzelnen, von mir untersuchten Arten bezeichnend erscheinen.

Oncidium verruculatum Cuv.

Die Rückenoberfläche ist bei dieser Art von großen einfachen und komplizierten Papillen bedeckt. Auf dem hinteren Rückendrittel verwandeln sich die letzteren nach und nach in Kiemenbäumchen. Die Augen stehen auf den großen komplizierten Papillen (zwei bis sieben auf

einer Papille; meistens vier bis fünf) und bilden entweder unregelmäßige Gruppen oder umgeben ringförmig den centralen Teil der Papille, sind jedoch niemals fähig, sich tief in die Centralpapille einzustülpen. Die Gesamtzahl der Augen ist sehr groß. SEMPER gibt an, daß die größten Exemplare 47 Augen besitzen, während die halb so großen bis 83 aufweisen. Der geringsten Augenzahl begegnen wir bei den größten Exemplaren, wo dieselbe bis zu elf Augen reduziert sein kann. Hieraus schließt SEMPER, daß sich die Zahl der Augen mit dem Alter vermindert.

Die Epithelzellen besitzen eine ziemlich bedeutende Größe, ihre Höhe erreicht 15 μ. Ihre unteren Enden sind stark zugespitzt; deutlich ausgeprägte Intercellulargänge durchsetzen das ganze Gewebe (Fig. 1 *e*).

Über die ganze Haut verteilen sich gleichmäßig die nicht sehr zahlreichen einzelligen Drüsen des ersten Typus (Fig. 1 *d*). Dem zweiten Drüsentypus begegnen wir viel seltener (Fig. 16 *dr*), wogegen die großen Drüsenzellen (Fig. 7 *dr*) auf sämtlichen größeren Papillen vorkommen und bisweilen sehr bedeutende (bis 0,4 mm) Dimensionen erreichen.

Das Corium von *O. verruculatum* besitzt eine bedeutende Mächtigkeit und ist höchst muskulös, was mit dem Auftreten der großen Papillen zusammenhängt; die Muskelschicht ist nahezu doppelt so mächtig als die Bindegewebsschicht, und auch letztere wird von zahlreichen, die Papillen versorgenden Muskelzellen durchzogen. Die Bindegewebsschicht ist äußerst arm an Zellelementen. Pigmentzellen fehlen an den Gipfeln der Papillen beinahe gänzlich, sind dagegen an den Seiten sehr zahlreich. Auch die Wandungen der Körperhöhle sind von Pigmentzellen ausgekleidet. Die Blutsinuse bilden unter dem Epithel ein völliges Maschenwerk, wie aus Fig. 19 (Taf. VI) ersichtlich ist; dasselbe wird durch große, von innen aufsteigende Sinuse versorgt. Die epithelialen Sinnesorgane sind meist von mehreren gigantischen Zellen begleitet (Taf. VII, Fig. 16).

Oncidium peronii Cuv.

Die Haut dieser Art ist noch reicher an Papillen, wenn sie auch nicht die Dicke derjenigen von *O. verruculatum* erreicht. Zwischen den hohen, zwei bis sechs Augen tragenden komplizierten Papillen sitzen kleinere komplizierte Papillen und einfache Erhebungen von unbedeutender Größe. Die mit drei Augen versehene komplizierte Papille Fig. 17 (Taf. V), gibt eine Vorstellung von dem Bau einer solchen. Die Augen umgeben ringförmig den Gipfel, besitzen jedoch,

ebensowenig wie bei *O. verruculatum*, die Fähigkeit, sich tief einzustülpen.

Der Muskelreichtum des Coriums bedingt die starke Contractilität der Papillen. Zahlreiche Muskelzellen ziehen von den inneren Hautschichten zum Epithel der Papillen und verdrängen so völlig die Bindegewebselemente, weshalb diese auch in den äußeren Hautschichten nur in verhältnismäßig unbedeutender Menge auftreten.

Das Epithel besteht aus kleinen, durchschnittlich 12 μ hohen Zellen, die jedoch bei der Kontraktion der mit ihnen in Verbindung stehenden Muskelzellen zuweilen stark in die Länge gestreckt sein können.

Die Haut ist im allgemeinen recht drüsenreich; der erste Drüsentypus wiegt vor, doch auch der zweite ist hier häufiger als bei *O. verruculatum*. In Verbindung mit der großen Zahl der ersteren Drüsen zeigt die Haut von *O. peronii* einen großen Reichtum an Schleimzellen.

Außer den beschriebenen Zellelementen finden wir in der Umgebung der Augen von *O. peronii* noch ungemein zahlreiche besondere rundliche Zellen mit intensiv färbbarem Inhalt (Taf. VII, Fig. 31 u. 33 *cz*). Sie besitzen eine deutliche Membran, einen rundlichen, blassen, mit einem Nucleolus versehenen Kern und eine zusammengeballte, sich dunkel tingierende Konkretion (*cc*). Der größte Durchmesser solcher Zellen beträgt 15 μ, bei einer Kerngröße von 3—4 μ. Augenscheinlich stehen diese Zellen in irgend einer Beziehung zu den Augen, da sie ausschließlich in unmittelbarer Nähe derselben vorkommen.

Die Papillen sind mit zahlreichen Sinneszellen versehen (Taf. V, Fig. 15 *si*), die sich an großen Papillengipfeln zur Bildung von Sinnesorganen vereinigen. Letztere zeigen stets mehrere gigantische (*giz* Fig. 18, Taf. VI) Zellen. Die bedeutende Menge von Nerven steht in direktem Zusammenhang mit der hohen Ausbildung der Muskulatur und den epithelialen Sinneszellen.

Oncidium buetschlii Stantsch.

Die Skulptur des Rückens unterscheidet sich wesentlich von der der eben beschriebenen Arten: komplizierte Papillen und Kiemenbäumchen fehlen gänzlich; der Rücken ist gleichmäßig mit kleinen Papillen bedeckt. Die vier bis acht größten tragen je drei bis vier Augen, die eine ringförmige Anordnung aufweisen und die Fähigkeit besitzen, sich tief ins Innere der Haut einzustülpen und von der Centralpapille überdacht zu werden, wie die Fig. 34—35 (Taf. VII *cp*) zeigen.

Im Zusammenhang mit der unbedeutenden Entwicklung der

Papillen ist das Corium wenig mächtig und führt weniger Muskeln als bei den beiden vorhergehenden Arten. Die Bindegewebsschicht ist scharf von der Muskelschicht abgegrenzt.

Die hellen einzelligen Drüsen (Fig. 4 u. 5 *d*) sind gleichmäßig über die ganze Rückenfläche verstreut, während die Drüsen zweiter Art (*dr*) nur an den Gipfeln der größeren Papillen vorkommen. Die großen einzelligen Drüsen treten entweder einzeln oder in Gruppen vereinigt auf und münden ebenfalls auf den Gipfeln der größeren Papillen. Das Bindegewebe ist reich an Zellelementen. Die verästelten Pigmentzellen dringen tief in die Haut ein und kleiden die Wand der Körperhöhle aus. Die Sinneszellen vereinigen sich auf den Papillen zu Sinnesorganen, welche stets nur von einer gigantischen Zelle begleitet werden; doch kann letztere auch fehlen. Für die Nervenstränge ist eine starke Ausbildung der großen und kleinen Ganglienzellen bezeichnend.

Auch bei *O. buetschlii* finden sich um die Augen zahlreiche besondere, mit Konkretionen versehene Zellen. Fig. 35, Taf. VII zeigt ihre allgemeine Anordnung um das Auge (*cz*), während Fig. 38, Taf. VII eine Vorstellung von ihrem Bau gibt. Dieselben sind in Gruppen zwischen den Bindegewebsfasern eingebettet, unregelmäßig gestaltet, mit einem runden Kern und wabigem Plasma. Letzteres ist durch verschiedene Farben stark färbbar. An andern Stellen kommen diese Zellen nie vor.

Oncidium fungiforme Stantsch.

Die Rückenskulptur dieser Art gleicht im wesentlichen der vorhergehenden. Die Augen stehen zu je drei bis vier auf den großen einstülpbaren Papillen, deren Zahl bei dem von mir untersuchten Exemplar zehn betrug.

Auf Schnitten grenzt sich die äußere Bindegewebsschicht von der inneren Muskelschicht scharf ab; letztere besteht vorzugsweise aus Längsfasern. Die Querfasern ziehen sich an der Grenze der Bindegewebsschicht hin. Die kleinen einzelligen Drüsen sind zahlreicher als bei *O. buetschlii*; gut entwickelt sind auch die großen einzelligen, mit einem Sphincter versehenen Drüsen. Mit ihren inneren Enden erreichen sie beinahe die Quermuskelfasern. Der zweite Drüsentypus ist hier anscheinend gar nicht vertreten. Das Bindegewebe ist sehr reich an Zellen. Die verästelten, mit feinkörnigem Pigment angefüllten Zellen dringen tief in die Haut ein und kleiden auch die Wand der Körperhöhle aus. Um die Augen fehlen die eigenartigen Zellen mit Einschlüssen, wogegen Schleimzellen mit lichtem Inhalt äußerst zahlreich sind. Die

Digitized by Google

epithelialen Sinnesorgane sind meist nur von einer einzigen gigantischen Zelle begleitet.

Oncidium meriakrii Stantsch.

Diese Art nähert sich den beiden letzt beschriebenen sehr. Eine charakteristische Eigentümlichkeit bildet der Reichtum an einzelligen Drüsen, besonders der kleinen erster Art und der großen. Fig. 6 (Taf. V) zeigt einen in Nelkenöl aufgehellten Papillengipfel. Inmitten der zahlreichen kleinen Drüsenzellen (*d*) befinden sich drei große Drüsen (*Dr*). Letztere erreichen nicht die Dimensionen wie bei *O. verruculatum*, *peronii* und zum Teil *buetschlii*, ja, sie unterscheiden sich in ihrer Größe sogar nur wenig von den Drüsenzellen des Typus I, die hier bisweilen ansehnlicher werden. Bedeutend seltener sind die Drüsen der zweiten Art. Das Bindegewebe ist sehr zellenreich; besonders finden sich viele Schleimzellen, was mit der Menge der kleinen Drüsenzellen zusammenhängt. Die anastomosierenden verästelten Pigmentzellen bilden ein dichtes subepitheliales Maschenwerk und dringen ziemlich tief in die Haut hinab, ohne jedoch die Wand der Körperhöhle auszukleiden. Die Muskelzellen sind hauptsächlich auf die inneren Hautschichten beschränkt und liegen nicht in geordneten Schichten. Ein Teil steigt jedoch bis zu den äußersten Hautschichten herauf, was die Grenze zwischen den zwei gewöhnlichen Coriumlagen verwischt erscheinen läßt.

Die epithelialen Sinnesorgane werden stets nur von einer einzigen großen Zelle begleitet.

Der Bau der Rückenaugen.

Die Rückenaugen teilt SEMPER in zwei Kategorien. Zur ersten Gruppe rechnet er die Augen »mit epithelartiger Retina«, d. h. solche Augen, in denen die cylindrischen Sehzellen eine regelmäßige Schicht bilden. Hierher gehören: *Oncidium verruculatum*, *graniferum*, *samarense*, *trapezoideum*, *cinereum* und *savignyi*. Die zweite Gruppe bilden die Augen »mit unregelmäßig geschichteter Retina«. Hierzu gehören *Oncis coriacea*, *glabra* und *lutea* sowie *Oncidium ambiguum* und *typhae*.

Alle von mir untersuchten fünf Arten besitzen Augen mit einer regelmäßigen Schicht von Sehzellen.

Oncidium verruculatum Cuv.

Die Augen sitzen in Gruppen von je zwei bis sechs an den großen Papillen. Diese Gruppen sind bisweilen unregelmäßig, häufig ordnen sich die Augen jedoch ringförmig um die Papillenspitze, wie Fig. 19

(Taf. VI) zeigt. Die Augenachsen sind in diesem Falle der der Papille nicht parallel, sondern bilden mit ihr einen mehr oder weniger spitzen Winkel. Der Sehnerv tritt als einheitlicher Stamm zur Augengruppe heran und verästelt sich dann erst, um jedes Auge mit einem Ast zu versorgen. Zu einem jeden Auge zieht ein besonderer Blutsinus, so daß die Augen stets mit Blut versehen werden. Von dem subepithelialen Blutsinusgeflecht (*cnz*) war bereits oben (S. 151) die Rede.

Die Größe der Augen ist verschieden, sie schwankt zwischen 0,19 und 0,25 mm. Auf mit Nelkenöl aufgehellten Totalpräparaten der Papillen erscheinen die Augen als dunkelbraune Kugeln mit einem lichteren Kreis, der Pupille (*pu*), in der Mitte und einem hellen Fleck, dem blinden Fleck (*Bl*), am inneren Pol des Auges. Um jedes Auge findet sich zerstreutes Pigment in Form einzelner größerer Körner oder Anhäufungen feiner Körnchen (*p*).

Die Gestalt des eingezogenen Augenbulbus ist eine ei- oder selbst birnförmige, die des ausgestülpten dagegen eine nahezu kugelige. In letzterem Falle ragt die Cornea stets etwas über die Oberfläche der Papille hervor; an den eingezogenen Augen ist die Cornea mehr oder weniger flach. Die Retraktion des Auges geschieht mit Hilfe zahlreicher Muskelzellen (Taf. VI, Fig. 20 *m*), die sich von innen her an das Epithel im Umkreis des Auges anheften. Bei ihrer Kontraktion bildet sich um die Cornea eine ringförmige Rinne aus, deren äußerer Rand sich mehr und mehr erhebt und endlich über der Cornea schließt.

Die Ausstülpung des Auges kann einerseits durch die Tätigkeit der Ringmuskeln der Papille, anderseits durch Kontraktion besonderer, sich unter dem Auge von den Epithelzellen der einen Seite des Auges zu denen der andern hinziehender Muskelzellen bewirkt werden.

Auf im Niveau der Papille geführten Flächenschnitten läßt sich das Vorhandensein besonderer Ringmuskelzellen im Auge nachweisen, denen voraussichtlich die Bedeutung eines Accommodationsapparates zukommt. Auf der einen solchen Schnitt darstellenden Fig. 21, Taf. VI, bemerkt man in der Mitte die obere Zelle der Linse (*L'*) mit großem Kern und einer eignen Membran (*LK*); um diese Membran herum verlaufen mehrere kernhaltige Muskelzellen (*am*). Semper konstatierte an dieser Stelle eine besondere Verdickung der Linsenmembran und bezeichnete sie als »Ciliarring«. Ich konnte eine solche Verdickung nicht auffinden. Weiter bemerkt man den distalen Teil der Pigmentschicht (*P*) des Auges und außerhalb desselben von neuem ringförmig angeordnete Muskelzellen (*m*). Zwischen den Muskelzellen liegen Bindegewebsfasern mit kleinen Kernen (*bz*). Diese Muskelzellen erhöhen bei ihrer Kon-

Digitized by Google

traktion die Konvexität der Linse und verengern gleichzeitig die Pupille. Weniger konvex wird die Linse wohl durch ihre eigne Elastizität; doch ist es möglich, daß auch der Druck, den die Cornea bei der Kontraktion der das Auge einstülpenden Muskeln auf die Linse ausübt, hierbei eine gewisse Bedeutung hat. Die oben beschriebenen Ringmuskelzellen treten auch auf Längsschnitten durch das Auge in Gestalt von dunkel gefärbten Punkten an den Seiten der Pupille hervor, wie dies Fig. 20 (*m*), Taf. VI, zeigt.

Im Auge lassen sich folgende Teile unterscheiden (Fig. 20, Taf. VI): 1) die aus einer äußeren Epithelschicht und faserigem Bindegewebe bestehende Cornea (*C*). 2) Die den Bulbus von außen allseitig, die Pupille ausgenommen, umkleidende Pigmentschicht (*P*). 3) Die von innen der Pigmentschicht anliegende invertierte Retina (*B'*) mit ihrer von den Nervenfasern des Sehnervs gebildeten Nervenfaserschicht. Der Sehnerv tritt durch die zwei ersterwähnten Schichten hindurch und bildet auf diese Weise einen ebensolchen blinden Fleck wie bei den Wirbeltieren. 4) Die den ganzen Zwischenraum zwischen Retina und Cornea ausfüllende Linse.

Die Cornea (Taf. VI, Fig. 20 *C*) übertrifft nur selten die Dicke von 20—25 μ. Die von der gewöhnlichen Cuticula überzogenen Epithelzellen sind hier ein wenig niedriger als an andern Stellen der Haut, so daß das Gewebe das Aussehen eines kubischen Epithels annimmt. Die Bindegewebsschicht besteht aus ringförmig verlaufenden, der Oberfläche der Cornea parallelen Fasern. Zwischen ihnen begegnen wir den üblichen kleinen ovalen Bindegewebskernen (*bz*). Die Annahme Sempers, daß die auf Längsschnitten der Oberfläche parallel ziehende Strichelung der Hornhaut mit deren Schichtung in Zusammenhang stehe, trifft daher nicht zu.

Die Linse (Taf. VI, Fig. 20 *L*), welche die ganze Augenkammer ausfüllt, besteht aus mehreren großen Zellen und wird außen von einer kompakten Bindegewebsmembran (*Lk*) überzogen. Diese letztere ist 1 μ dick, von faseriger Struktur und enthält meist Bindegewebskerne, so daß die Annahme Sempers, welcher in ihr »nur eine verdickte Zellmembran (Cuticula)« erblickte, unrichtig erscheint. Die Linse besitzt zwei ungleich große Abschnitte, deren jeder noch von einer eignen Bindegewebsmembran umhüllt wird. Der obere oder distale Teil ist kleiner (*L'*) und bikonvex, während der untere proximale größer, distal konkav, proximal konvex ist. Jeder Teil wird von mehreren Zellen gebildet; meine Beobachtungen decken sich in dieser Beziehung keineswegs mit denen Sempers, welcher angibt, daß die obere Hälfte von einer

Digitized by Google

einzigen großen Zelle gebildet werde, während die untere aus vier bis sechs kleinen Zellen bestehe. Auf Grund meiner Beobachtungen komme ich zur Überzeugung, daß die Zahl und Größe der Zellen in beiden Teilen höchst unbeständig ist. In dem einen von zwei, eine Gruppe bildenden Augen bestand die Linse nur aus vier Zellen: eine davon bildete den oberen, drei den unteren Teil, während ich im Nachbarauge 16 Zellen nachweisen konnte, wobei einem jeden Teil acht Zellen zukamen. In den meisten Fällen besteht die Linse jedoch nur aus sieben bis acht Zellen, von denen eine bis drei dem oberen Teil angehören. Diese Zellen sind im Verhältnis zu andern äußerst umfangreich, liegen eng aneinander geschmiegt und stehen miteinander durch Protoplasmabrückchen in Verbindung. Die Zwischenräume, denen man auf Präparaten häufig zwischen den Zellen begegnet, hängen zweifellos mit der Konservierung zusammen. Die großen ovalen Kerne enthalten Nucleoli und eine bedeutende Anzahl kleiner Chromatinkörner. Die Linsenzellen werden stets durch die Farbstoffe äußerst intensiv tingiert, welche auch die gigantischen Zellen der epithelialen Sinnesorgane und das Secret der gewöhnlichen Drüsenzellen stark färben. Dabei kann man gleichzeitig feststellen, daß die Zellen aus einer äußeren Schicht von grobfaseriger Struktur und einem inneren kernhaltigen, feinfaserigen, bzw. beinahe homogenen Teil bestehen. Doch ist diese Erscheinung hier lange nicht so deutlich und regelmäßig ausgeprägt wie bei andern Arten. Ähnliches hat bereits SEMPER beobachtet.

Das Pigment umgibt das Auge in einer dicken Schicht von allen Seiten (Fig. 20 u. 22 *P*) und läßt nur die Pupille (*pu*), sowie die Eintrittsstelle des Sehnerven (*nl*) frei. Die Mächtigkeit der Schicht übersteigt selten 15 μ. Ihre größte Dicke erreicht sie in der Pupillenregion, doch liegen die Pigmentkörner hier weniger dicht als im proximalen Teil des Auges. Das hell- oder dunkelbraune Pigment bedeckt das Auge in Form von kleinen Körnchen oder größeren Körnern nicht ununterbrochen, sondern es bleiben an den Grenzen der Pigmentzellen gewisse Zwischenräume davon frei. Doch kann diese Erscheinung auch eine Folge der Konservierung sein. Jedenfalls sind die ein bis drei Schichten bildenden Pigmentzellen mit ihren Seiten nicht senkrecht zur Oberfläche des Auges orientiert, was den Eintritt von Lichtstrahlen durch die wenig von Pigment geschützten Wände der Zellen verhindert.

Die runden Kerne der Pigmentzellen sind blaß und unterscheiden sich nicht von denen der Pigmentzellen des Coriums (*pzk*). Die Pigmentzellen des Auges dringen mit ihren Enden in das Bindegewebe ein; da ferner um das Auge stets Pigmentzellen im Bindegewebe angehäuft

sind, so erscheint die Pigmentschicht des Auges von dem umgebenden Bindegewebe nicht scharf abgegrenzt. Immerhin bildet das Bindegewebe um das Auge ein kompakteres Geflecht, eine Art Sclerotica

Nach innen ist die Pigmentschicht von der Sehzellenschicht durch eine feine Membran getrennt (*bm*), deren Mächtigkeit 1 μ nicht übersteigt. Hin und wieder begegnet man in ihr ovalen, chromatinreichen Kernen (Fig. 22 *bmk*).

Auf dieser Basalmembran, wie wir diese Membran bezeichnen können, sitzen die proximalen Enden der Sehzellen auf. Auf Längsschnitten (Fig. 24) haben letztere das Aussehen eines einschichtigen Cylinderepithels, während sie auf Querschnitten als Vielecke erscheinen. Aus den Längsschnitten kann man ersehen, daß ihre der Linse zugekehrten Enden abgerundet sind. Die Sehzellen kleiden in einer eng gedrängten Schicht die ganze proximale Hälfte des Bulbus aus, wobei ihre Achsen nur in den der Pupille gegenüberliegenden Teilen der Retina mit den Radien des Augapfels übereinstimmen; an den übrigen Stellen ist ihre Achse schräg, der Pupille zugekehrt, wodurch voraussichtlich eine Übereinstimmung derselben mit der Richtung der gebrochenen Strahlen erzielt wird.

Diese Sehzellenschicht wurde von SEMPER deshalb als »Stäbchenzellenschicht« angesprochen, weil im äußeren Ende jeder Zelle sich »ein eigentümlicher homogener Körper« (S. 11) befindet. »Da er nun genau dort liegt, wo sich auch die Stäbchen der Wirbeltierretina finden, so glaube ich ihn auch als Stäbchen bezeichnen zu können.« Eine ähnliche Bildung beschreibt auch v. LENDENFELD in seiner vorläufigen Mitteilung (85). In der Tat lehrt uns schon die Betrachtung mit schwächeren Vergrößerungen, daß die Sehzellen an ihren proximalen und distalen Enden nicht die gleiche Struktur aufweisen: der distale Teil ist gefärbt und enthält den Kern, während der proximale, scharf abgegrenzte Teil sich gar nicht färbt und deshalb durchsichtig erscheint.

Auf Fig. 22, Taf. VI ist ein Teil der Retina eines durch die Augenachse geführten Längsschnittes bei starker Vergrößerung dargestellt. Man kann sich überzeugen, daß von der Basalmembran aus Fortsätze zwischen die proximalen Enden der Sehzellen eindringen und denselben als Stützleisten dienen (*stl*). Die Sehzellen erreichen eine Höhe bis 20 μ. Sie bestehen aus zwei scharf voneinander abgegrenzten und annähernd gleich großen Teilen. Der distale Teil enthält stark färbbares wabiges Protoplasma und den großen runden Kern (*szk*), dessen Durchmesser ungefähr 5 μ beträgt.

Digitized by Google

Der proximale Teil wird von dem distalen durch eine scharfe konkave Grenze geschieden. Auf dieser Grenze liegt in der Mitte der Zelle ein stark gefärbtes kleines Gebilde (*kn*) quer zur Zellachse, welches wir der Kürze halber als Knopf bezeichnen wollen, da die vielleicht passendere Benennung desselben als »Stäbchen« nur zu Mißverständnissen führen könnte. Der proximale Teil der Zelle färbt sich an seinen Rändern gar nicht und erscheint deshalb dort völlig durchsichtig, während er in der Mitte ein wabiges Protoplasmaklümpchen (*kl*) aufweist, in dem stellenweise dunkle Punkte hervortreten.

Die Verbindungen der Nervenfasern mit den Sehzellen lassen sich sowohl auf Fig. 22, Taf. VI oder noch besser auf Fig. 23 verfolgen, welche von einem Längsschnitt des seitlichen Teiles der Retina entnommen ist und die Sehzellen schräg durchschnitten zeigt. Die Nervenfaser (*nv*) besteht aus einer schwach lichtbrechenden, gar nicht färbbaren homogenen Substanz; die Achse der Faser wird von einer stark lichtbrechenden, intensiv färbbaren Fibrille gebildet (*nf*); die Nervenfasern sind durch Bindegewebe voneinander getrennt (*bg*). Eine solche Nervenfaser tritt bis zur Sehzelle heran und geht unmerklich in sie über, verschmilzt gewissermaßen mit ihr. Die Sehzelle ist an ihrer Verbindungsstelle mit der Nervenfaser gleichfalls nicht färbbar und nimmt erst in einiger Entfernung wieder eine schwache Färbung an. Die Nervenfibrille dringt ganz unverändert in die Zelle ein, bis zum Kern. Kurz bevor sie diesen erreicht, verbreitert und spaltet sie sich, wobei ihre Verästelungen den Kern umspinnen. Nur auf wenigen Präparaten gelang es, die Verästelung der Nervenfibrille zu verfolgen, auf den meisten verlor sie sich kurz vor dem Kern und endigte mit einem intensiv färbbaren, dem Kern zugewandten Kegel. Diese Verhältnisse sind auf Fig. 22 an der zweiten Zelle von rechts zu erkennen. Auf derselben Fig. 22 bemerkt man, daß vom Kern aus dunkel färbbare Fäserchen (*pf*) in distaler Richtung hinziehen. Diese Fäserchen, die, wie mir scheint, die Verästelungen der Nervenfibrille sein dürften, ziehen vom Kern zum proximalen hellen Teil der Zelle und treten dort mit dem oben erwähnten dunklen queren Knöpfchen in Verbindung. Von letzterem gehen seinerseits wieder zahlreiche feine Fädchen (*pf*) durch den proximalen hellen Teil der Zelle, die sich dann in dem Protoplasmaknäuel verlieren.

Über das weitere Schicksal dieser Fäserchen kann ich nichts aussagen. Sowohl auf Quer-, als auch auf Längsschnitten bemerkt man im Knäuel dunkel gefärbte Punkte; außerdem heftet sich der Knäuel durch feine Fäden an die Zellmembran an.

Querschnitte durch die Sehzellen bestätigen im allgemeinen das Gefundene. Fig. 24 zeigt einen solchen Querschnitt durch die Sehzellenschicht. Da die Retina konkav ist, so sind die Sehzellen in den verschiedensten Höhen getroffen. In Zelle *sz'* ist gerade die Vereinigungsstelle der Sehzelle mit der Nervenfaser getroffen; die Zelle ist hier vollständig durchsichtig, und nur die Nervenfibrille (*nf*) tritt deutlich in ihr hervor. In der Nachbarzelle sieht man die Nervenfibrille zerfallen; sz^2 sind Querschnitte von Zellen, in denen die Nervenfibrillen am Rande des Kernes zu erkennen sind. Die Zellen sz^3 sind in der Region zwischen dem proximalen Teil und dem Kern getroffen; sie zeigen deutlich die Protoplasmastränge und das Knöpfchen, welches auf dem Querschnitt als viereckiges Plättchen erscheint. Das Protoplasma ist sehr dunkel und zeigt stellenweise dunkle Punkte, die Querschnitte der Fibrillen. Ein Schnitt durch die proximale Hälfte ist durch Zelle sz^1 vertreten. Die ganz feinen Punkte (*pf*), die sich hier vom helleren Hintergrunde abheben, sind die proximal vom Knopf zum Protoplasmaknäuel (*kl*) ziehenden Fäserchen. Auf einer der Zellen sind die Plasmafäden, mit denen sich der Knäuel an die Zellmembran anheftet, sehr schön zu sehen.

Läßt sich nun der proximale Teil der Zelle als »Stäbchen« bezeichnen? Diese Benennung wurde, wie schon Hesse (02, S. 606) richtig bemerkte, auf die verschiedensten Gebilde ausgedehnt, und es muß daher in erster Linie die Frage gelöst werden, was wir unter diesem Terminus verstehen wollen. Hesse (02, S. 607) hat bereits eine Definition des Stäbchenbegriffes gegeben, doch hat dieselbe den Nachteil, daß sie eine Art Zusammenfassung aller bis jetzt gemachten Anwendungen des Ausdruckes »Stäbchen« darstellt. Hesse bemerkt auch selbst, daß der Bezeichnung »Stäbchen« in diesem Sinne keine morphologische Bedeutung beigemessen werden könne. Indessen können kurze Bezeichnungen nur dann bei einer morphologischen Beschreibung angewendet werden, wenn sie in einer bestimmten Weise umschrieben sind. Ich schließe mich deshalb völlig der Ansicht Mertons (05) an, welcher meint, daß der Begriff »Stäbchen« nur auf die Fälle beschränkt werden sollte, wo wir es mit »einem plasmatischen Differenzierungsprodukt« der Sehzelle zu tun haben. Ein Stäbchen ist also ein plasmatisches Differenzierungsprodukt des Endes einer Sehzelle, das die recipierenden Endigungen der Nervenfibrillen enthält, insofern solche ausgebildet sind.

Einer solchen Definition entspricht der proximale Teil der Sehzellen der Rückenaugen der Oncidien ziemlich gut, wenn wir nur die in

Digitized by Google

denselben eindringenden Fäden als recipierende Endigungen der Nervenfibrillen betrachten, gegen welche Voraussetzung sich kaum etwas einwenden läßt.

Ich verschiebe die weiteren Erörterungen der morphologischen und physiologischen Bedeutung der Struktur der Sehzellen an den Schluß dieser Arbeit, wo wir dies mit größerem Erfolg tun können, und kehre zu der Beschreibung der Augen zurück.

Der Sehnerv (Taf. VI, Fig. 25 *N*) zeigt keinerlei besondere Eigentümlichkeiten. Wir können an ihm die Bindegewebshülle (*nh*) mit ihren Kernen (*nhk*) und die zahlreichen Nervenfibrillen (*nf*) erkennen. Ein jeder der Sehnerven repräsentiert einen kleinen Ast eines der Nervi pleurales (anterior, medius, posterior) und gibt, bevor er das Auge erreicht, zahlreiche Ästchen zum Muskelgewebe und zu den epithelialen Sinneszellen ab, er ist also ein gemischter Nerv. Die in der tieferen Region des Nervs ziemlich häufigen Ganglienzellen werden gegen das Auge hin immer seltener und hören bei seinem Eintritt in das Auge gänzlich auf. Ehe der Nerv die Augen erreicht hat, gabelt er sich in so viele Äste, als Augen auf der Papille vorhanden sind. Bei seinem Eintritt in das Auge erreicht er etwa 30 μ im Durchmesser. Beim Durchtritt durch die Pigmentschicht verschmälert er sich jedoch wesentlich, d. h. beinahe auf die Hälfte, und verbreitert sich erst wieder im Niveau der Sehzellen. Fig. 26 stellt einen Querschnitt durch den Nerv in der Region der Pigmentlage dar; seine Bindegewebsmembran ist hier äußerst dünn, und die Nervenfibrillen haben sich schon in vier Gruppen gesondert. Den folgenden Schnitt durch den Nerv in der Region der Sehzellen zeigt Fig. 27. Hier bemerkt man, daß sich der Nerv in vier gleiche Bündel geteilt hat (N^1—N^4), deren Zwischenräume durch faseriges Bindegewebe (*bg*) ausgefüllt werden, in welchem man hier und da die gewöhnlichen Bindegewebskerne findet (*bk*). Weiterhin zerfällt ein jeder der vier, je ein Viertel der Retina innervierenden Bündel wiederum in je zwei Stränge und später in eine größere Anzahl von kleineren, wobei die Bindegewebsfasern sich überall zwischen die Verästelungen des Nervs einschieben. Gleichzeitig findet eine Abspaltung einzelner Nervenfasern statt, die der Vereinigung mit den Sehzellen zustreben. Diese Verhältnisse werden durch die Fig. 28 illustriert. Der Abspaltungsmodus der Nervenfasern ist hier deutlich erkennbar. Ein jedes helle Nervenfäserchen mit seiner Nervenfibrille dringt in das Bindegewebe ein. Bisweilen kann man in einer Nervenfaser auch mehrere Neurofibrillen bemerken; voraussichtlich verästeln sich diese Nervenfasern später. Die Nervenfaserschicht der Retina besteht demnach

nicht ausschließlich aus Nervenfasern, vielmehr wechseln letztere mit Bindegewebsfasern ab.

Schließlich konnte ich bei *Oncidium verruculatum* an einigen Augen das Vorhandensein einer großen Zahl von Blutsinusen beobachten, die mit dem Sehnerv zusammen durch den blinden Fleck in das Auge eintreten. Ganglienzellen fehlen im Auge von *O. verruculatum* vollständig.

Oncidium peronii Cuv.

Zu dem, was SEMPER bei dieser Art von der Lage der Augen bemerkte, kann ich nur weniges hinzufügen. Die Augen stehen ausschließlich auf den großen komplizierten Papillen in Gruppen von je zwei bis sechs. Meist umgeben sie ringförmig das Papillencentrum; sie sind nicht tief einstülpbar. Fig. 29 zeigt die Anordnung der sechs Augen auf der Papille. Die Pupille liegt in allen Augen exzentrisch, am äußeren Rande, so daß die Augenachsen schräg zur Papillenachse nach außen geneigt sind. Die Augen sind von einer großen Menge zerstreut liegender Pigmentkörner umgeben; an der Papillenspitze bemerkt man einen helleren Fleck (*Dr*) — eine große, einzellige Drüse. Ein Netzwerk von Blutsinusen, wie wir es bei *O. verruculatum* fanden, fehlt hier.

Die Augen sind kleiner als die von *O. verruculatum*; ihr Durchmesser schwankt von 0,13 bis 0,09 mm. Die Gestalt des Bulbus verändert sich in Abhängigkeit von dem Grad der Einsenkung des Auges; das ausgestülpte Auge besitzt eine nahezu regelmäßige Kugelform.

Die Cornea (Taf. VII, Fig. 31 *C*) ist dünn, grobfaserig und fast ohne Kerne. Die Linse (*L*) besteht aus zwei Hälften, von denen eine jede von einer besonderen Bindegewebsmembran umgeben wird (*Lh*), in der ich keine Kerne entdecken konnte.

Über die Zahl und Anordnung der Linsenzellen von *O. peronii* schreibt SEMPER: »Bei dieser Art liegen die fünf Linsenzellen recht regelmäßig so, daß eine derselben die vordere, sehr stark konvexe Linsenhälfte bildet, während die hintere von vier ziemlich großen Zellen gebildet wird« (77. 2, S. 23). Bei den von mir untersuchten Exemplaren bestand die distale Linsenhälfte in der Tat nur aus einer einzigen Zelle, einen Fall ausgenommen, wo die ganze Linse von einer einzigen Zelle gebildet wurde; die proximale Hälfte wurde dagegen von zwei bis vier Zellen gebildet.

Die Zellen der Pigmentlage bilden zwei bis drei Schichten. Sie sind unregelmäßig vieleckig und mit feinkörnigem, hellbraunem Pigment erfüllt, jedoch nicht so dicht, wie bei *O. verruculatum*, so daß die

Zellgrenzen und Kerne auch auf ungebleichten Präparaten deutlich hervortreten. Damit hängt wohl auch die verhältnismäßig bedeutende Dicke der Pigmentlage zusammen, die bei mittleren Augen etwa 15,5 bis 16 μ erreicht.

Die Basalmembran (*bm*) ist gut entwickelt und sendet breite, zwischen die Sehzellen eindringende Stützleisten aus; doch konnte ich weder in letzteren noch in der Membran Kerne auffinden.

Die Sehzellen sind, wie die Fig. 31 u. 32, Taf. VII (*sz*) zeigen, niedriger und breiter als bei *O. verruculatum* und weniger zahlreich. Auf einem in der Nähe des blinden Flecks geführten Längsschnitt (Taf. IX, Fig. 32) sind nur 16 Sehzellen sichtbar. Ihre Gestalt und Größe ist recht variabel. In einer und derselben Reihe finden sich Zellen von 12—16 μ Länge. Der distale Abschnitt der Sehzellen ist wenig scharf vom Stäbchenteil unterschieden, da auch letzterer ziemlich intensiv färbbar ist. Fig. 32, Taf. VII, welche drei Sehzellen im Längsschnitt bei starker Vergrößerung zeigt, läßt sämtliche Elemente wiedererkennen, die bei *Oncidium verruculatum* nachgewiesen werden konnten. Die großen Kerne sind von dunkel gefärbtem Protoplasma umgeben; immer gehen die Sehzellen allmählich in die Nervenfaser mit deutlicher Nervenfibrille über. Letztere spaltet sich in der Nähe des Kernes in feinere Fibrillen, welche sich an der Grenze des Stäbchenteiles zur Bildung des Knöpfchens vereinigen und dann in Form feinster Fädchen in den Stäbchenteil eindringen, um schließlich im Plasmaknäuel zu verschwinden. Letzterer füllt den ganzen Stäbchenteil beinahe aus. Die Nervenfasern zeigen dieselbe Struktur, wie bei *Oncidium verruculatum*, doch konnte ich in der Nervenfaserschicht zwischen ihnen keine Kerne entdecken. Der Nervus opticus spaltet sich gleich bei seinem Eintritt in das Auge in zahlreiche Bündel und einzelne Nervenfasern. Ganglienzellen fehlen in der Nähe des Auges. Sämtliche Augen einer Gruppe werden von Ästen ein und desselben Nervenstranges innerviert.

In dem das Auge umgebenden Bindegewebe trifft man die eigentümlichen Konkretionszellen (Taf. VII, Fig. 31 u. 33 *cz*), von denen bereits oben die Rede war, an, während das Epithel viele Sinneszellen enthält. Letztere werden von Ästen des Augennervs versorgt, wie Fig. 31 (N^1) zeigt; im Gegensatz zu dem Sehnerv begegnen wir in diesen Nervenästchen großen Ganglienzellen (*gz*).

Oncidium buetschlii Stantsch.

Die Augen dieser Species weichen nach Bau und Lage wesentlich von denen der beiden vorhergehenden Arten ab.

Digitized by Google

Die augentragenden Papillen können sich tief in die Haut einstülpen, so daß die Augen vollständig unter der Oberfläche verschwinden und von dem centralen Papillengipfel überdacht werden, wie dies die Fig. 34 u. 35, Taf. VII (*cp*) zeigen. Die Augen umstehen regelmäßig ringförmig den Papillengipfel und liegen im eingestülpten Zustande dicht aneinander. Ihre Achsen sind wenig nach außen geneigt und nahezu rechtwinkelig zueinander. Der Bulbus ist beinahe kugelig, an den Polen etwas abgeflacht, von etwa 0,2 mm Durchmesser.

Die dünne Cornea (*C*) wird von kubischem Epithel bedeckt; ihre Faserschicht enthält viel Bindegewebszellen.

Die Linse (*L*) besteht nur aus einer einzigen großen Zelle, die von einer dicken Bindegewebsmembran mit zahlreichen kleinen Kernen umhüllt ist. Die Zelle ist in zwei scharf voneinander abgegrenzte Teile differenziert, und zwar in einen von Hämatoxylin bikonvexen, stark färbbaren distalen (*lz'*) Teil von grobfaseriger Struktur, der etwa ein Drittel der ganzen Zelle bildet, und einen konkav-konvexen proximalen (lz^1) schwächeren, bei Doppelfärbung nur durch Plasmafarben (Fuchsin, Orange, Pikrinsäure usw.) färbbaren Teil von sehr feinfaseriger, beinahe homogener Struktur. Letzterer Abschnitt enthält auch den großen Kern (*lk*), der eine Membran, den Nucleolus und das stark geschrumpfte Chromatinnetz unterscheiden läßt.

Die äußerst dünne Pigmentlage ist nur 8—10 μ dick, jedoch dafür von beinahe schwarzem Pigment dicht erfüllt, so daß die Kerne der schrägstehenden Pigmentzellen auf ungebleichten Präparaten ganz unsichtbar sind. Die schmalen Sehzellen (Taf. VII, Fig. 36 *sz*) sind lang (bis 25 μ) und bilden eine regelmäßige Schicht; ihre Zahl ist ansehnlich, doch immerhin nicht so groß wie bei *Oncidium verruculatum*. Die Basalmembran erscheint schwächer als bei den erstbesprochenen Arten und enthält so gut wie keine Kerne; dagegen sind die Stützleisten zwischen den Sehzellen gut ausgebildet und führen bisweilen Kerne (*stzk*), so daß man hier bereits von zweierlei Zellelementen in der Retina sprechen kann: von den Sehzellen (*sz*) einerseits und besonderen Stützzellen (*stz*) anderseits. Letztere sind besonders schön auf Querschnitten (Taf. VII, Fig. 37) durch die Retina zu beobachten (*sz*). Daß wir hier wirklich Bindegewebszellen vor uns haben, davon können wir uns erstens leicht dadurch überzeugen, daß wir genau solche Kerne auch in der Linsenmembran, im Bindegewebe des Nervs und überhaupt im ganzen faserigen Bindegewebe der Haut vorfinden, zweitens, daß die Zellgrenzen sehr verwischt oder gar nicht erkennbar sind; ferner lassen sich dieselben Kerne verfolgen aus der Nervenfaserschicht zwischen

Digitized by Google

die Retinazellen und schließlich in die Basalmembran. Es findet gewissermaßen ein Einwachsen der Bindegewebszellen zwischen die Sehzellen sowohl von außen, als auch von innen her statt.

Die Sehzellen zeigen einen wohl abgegrenzten Stäbchenteil (Taf. VII, Fig. 36 *sb*), welcher das äußere Drittel der Zelle bildet. Derselbe enthält einen sehr intensiv färbbaren sog. Knäuel (*kl*), welcher von einer ganz durchsichtigen Zone umgeben wird. Das Knöpfchen und die Fibrillen sind deutlich bemerkbar. Im inneren Teil der Zelle (*psz*) liegt der große Kern (*szk*). Nach außen von demselben hat das Protoplasma eine sehr dunkle, nach innen eine immer heller werdende Färbung und geht hier kontinuierlich in die durchsichtige Perifibrillärsubstanz der Nervenfaser über. Die Nervenfaserschicht der Retina ist sehr reich an Bindegewebskernen. Die Hervorbildung der Nervenfaserschicht aus dem N. opticus ist hier genau so wie bei *Oncidium verruculatum*, d. h. der Augennerv wird vom Bindegewebe anfangs in vier, später in eine größere Anzahl von Bündeln zerteilt.

Der mit einer Bindegewebsmembran versehene Sehnerv (Taf. VII, Fig. 38 *N*) enthält, wie alle Nerven dieser Art, viel kleine Ganglienzellen (*kgz*), die jedoch beim Eintritt in die Pigmentschicht vollständig aufhören.

Um das Auge sind, wie bei *Oncidium peronii*, zahlreiche, Konkretionen enthaltende (Taf. IX, Fig. 38 *cz*) Zellen verstreut.

Wenn wir die Augen von *Oncidium buetschlii* mit denen von *Oncidium verruculatum* und *peronii* vergleichen, so lassen sich folgende Unterschiede nachweisen:

Die Augen von *Oncidium verruculatum* und *peronii* bilden bisweilen unregelmäßige Gruppen, besitzen nicht die Fähigkeit sich tief einzustülpen, und werden im eingestülpten Zustande nicht von einer gemeinsamen Centralpapille überdacht. Die mehrzellige Linse besteht aus zwei Abschnitten, einem distalen und einem proximalen, von denen jeder von einer besonderen Bindegewebsmembran umhüllt ist. In der Pigmentschicht liegen die Zellen in zwei bis drei Reihen übereinander. Die Retina besteht nur aus Sehzellen; die fehlenden Stützzellen werden durch Stützleisten, d. h. durch Auswüchse der Basalmembran, die sich zwischen die distalen Enden der Sehzellen einkeilen, ersetzt. In der Nervenfaserschicht sind nur wenige oder gar keine Bindegewebszellen enthalten.

Die Augen von *Oncidium buetschlii* umgeben stets regelmäßig ringförmig die Centralpapille, welche die eingestülpten Augen von oben überdacht. Die Linse besteht aus einer einzigen großen Zelle, die in einen

grobfaserigen distalen und einen feinfaserigen proximalen Teil differenziert ist. Die Pigmentzellen umhüllen das Auge in einer einzigen Schicht. In der Retina lassen sich Sehzellen und Stützzellen unterscheiden. Letztere sind aller Wahrscheinlichkeit nach bindegewebigen Ursprunges. Die Nervenfaserschicht ist reich an Bindegewebskernen.

Die Augen der beiden folgenden Arten ähneln denen von *Oncidium buetschlii* so sehr, daß wir uns auf die Mitteilung einiger besonders charakteristischer Eigentümlichkeiten beschränken wollen.

Oncidium fungiforme Stantsch. (Fig. 39).

Die Größe des Bulbus ist unbedeutend; sein Durchmesser schwankt zwischen 0,12 und 0,13 μ.

Die einfache Linsenzelle besteht aus zwei Abschnitten, wobei der distale nur $^1/_3$ der ganzen Linse bildet; der proximale Teil enthält den großen Kern (Durchmesser bis zu 30 mm).

Das hellbraune Pigment ist feinkörnig. Zwischen den Sehzellen begegnet man häufig auf verschiedener Höhe kernhaltigen Stützzellen (Taf. VII, Fig. 39 *stz*). Die Sehzellen selbst sind klein (15—18 μ); die Stäbchen (*st*) bilden nur $^1/_3$ der ganzen Zelle; das sog. Knäuel ist klein und äußerst intensiv färbbar. Der innere Teil der Retinazelle enthält den sehr großen Kern (bis 6 μ Durchmesser). Die Nervenfaserschicht ist reich an Kernen. Ein Teil derselben hat entschieden gangliösen Charakter (*gz*). Zu dieser Annahme berechtigen mich folgende Befunde.

Der Sehnerv enthält eine große Anzahl kleiner Ganglienzellen, die sich durch ihre Kerne ziemlich scharf von den Bindegewebszellen unterscheiden, da erstere größer, weniger chromatinhaltig und deshalb schwächer färbbar sind, auch weniger längs gestreckt, sondern bisweilen kugelig erscheinen. Diese Kerne liegen in dem Nervenstrang, und in ihrer unmittelbaren Nähe läßt sich zuweilen das durchsichtige Protoplasma deutlich begrenzt nachweisen. Beim Eintritt in die Pigmentschicht verschwinden diese Kerne, treten jedoch dann von neuem auf dem Niveau der Sehzellen in Gemeinschaft mit den Bindegewebskernen der Nervenhülle auf. Ferner begegnet man ihnen auch in der Faserschicht, wenn auch bedeutend seltener als den Bindegewebskernen.

Im Zusammenhang mit der starken Ausbildung des Bindegewebes ist die Nervenfaserschicht bei *O. fungiforme* relativ dick.

Oncidium meriakrii Stantsch. (Taf. VI, Fig. 30).

Die Augen werden verhältnismäßig sehr groß (0,29 mm Durchmesser). Der distale Teil der sehr umfangreichen Linse bildet $^1/_3$ des

Digitized by Google

ganzen Volumens. Das dunkelbraune Pigment ist grobkörnig, untermischt mit feinen Körnchen. Die Sehzellen haben zuweilen eine bedeutende Größe (bis 20 μ), dazwischen finden sich jedoch bedeutend niedrigere und breitere. Der Stäbchenteil bildet beinahe die Hälfte der Zelle und enthält ein großes und weniger intensiv färbbares Protoplasmaknäuel. Das äußere Ende der Zellen ist konvex und ragt in die Pigmentlage hinein. Stützzellen sind höchst selten; die Nervenfaserschicht ist verhältnismäßig sehr arm an Zellelementen; die Ganglienzellen fehlen in ihr vollständig; sie fehlen sogar in dem sich dem Auge anschließenden Teil des Nervus opticus.

Außer den mit regelmäßig angeordneten Sehzellen versehenen Rückenaugen hat Semper bei *Oncis* und einigen Arten von *Oncidium* Rückenaugen mit unregelmäßig angeordneten Sehzellen beobachtet.

Ihre eingehende Untersuchung würde natürlich großes Interesse haben. Leider war mir kein genügend konserviertes Material zugänglich, so daß ich mich bei der Vergleichung dieser interessanten Augen mit den von mir untersuchten auf die Angaben Sempers stützen muß.

Die Augen von *Oncis glabra, coriacea* und *lutea* zeigen in ihrem Bau viele gemeinsame Züge, so daß Semper sie richtig zu einer besonderen Gruppe vereinigt, welche durch folgende Merkmale charakterisiert ist (Semper 77, S. 13, 14, 16):

Die Augen sitzen einzeln auf Papillen, die zwar »contractil, nicht aber retractil« sind. Die Sehzellen bilden eine unregelmäßige Schicht und besitzen Stäbchen; die Fasern des Sehnervs bilden nach innen von den Sehzellen eine besondere Faserschicht; die Linse besteht aus einer großen und mehreren kleineren Zellen. Über die Anordnung der Sehzellen bemerkt Semper, daß sie bisweilen (so bei *Oncis glabra* und *lutea*) in zwei, drei und selbst vier Schichten liegen. Mir scheint, daß bei einer unregelmäßigen Anordnung der Sehzellen eine Schicht sehr leicht für mehrere gehalten werden kann, da die Schnitte die Sehzellen stets nicht längs ihrer Achse, sondern schräg treffen werden; dasselbe kann man auch an Schrägschnitten durch das Auge solcher Arten beobachten, die eine regelmäßige einfache Sehzellenschicht besitzen.

Bei *Oncidium ambiguum* und *typhae* sind die Augen zu Gruppen vereint und besitzen viele Schichten von Sehzellen. Die Nervenfasern durchsetzen die Sehzellenschichten unregelmäßig, so daß man weder von einer Faserschicht, noch von einem blinden Fleck sprechen kann. Stäbchen fehlen ganz.

Neben diesen für die beiden letzten Arten charakteristischen Zügen muß ich noch auf folgende für die einzelnen Arten bezeichnende Merkmale hinweisen.

Bei *Oncidium typhae* umgeben die Augen regelmäßig ringförmig die retractilen Papillen. Die Linse besteht nur aus einer einzigen, in zwei Abschnitte differenzierten Zelle.

Bei *Oncidium ambiguum* sind die Augen in unregelmäßigen Gruppen über die glatte Rückenfläche zerstreut. Die Linse besteht aus einer sehr schwankenden Zahl von Zellen. Neben den großen Augen begegnen wir zahlreichen kleinen mit unausgebildeter Linse (SEMPER 77, S. 17—18).

Wenn wir die Befunde SEMPERS und meine Beobachtungen über den Bau der Rückenaugen der Oncidiida zusammenfassen, so lassen sich die Augen nach der Kompliziertheit ihrer Struktur in mehrere Gruppen einteilen.

Augen mit einer gesonderten Nervenfaserschicht der Retina und differenzierten Stäbchen der Sehzellen.

Die Sehzellen sind regelmäßig einschichtig angeordnet. Die Linse ist mehrzellig und besteht aus zwei, von je einer besonderen Membran bekleideten Abschnitten IV

Oncidium verruculatum und *peronii.*

Die einzellige Linse ist in zwei Teile von verschiedener Struktur differenziert . . . . III.

Oncidium buetschlii, fungiforme, meriakrii, samarense, cinereum, papuanum, trapezoideum, tumidum, graniferum und wahrscheinlich *palaense*[1].

Die Sehzellen sind unregelmäßig angeordnet . . . . II.

Oncis coriacea, lutea, glabra.

Augen ohne gesonderte Nervenfaserschicht, mit mehreren Schichten von Sehzellen. Stäbchen fehlen . . . . , . . I.

Oncidium typhae und *ambiguum.*

Zu der I. Gruppe SEMPERS (meiner Gruppe III und IV) rechnet v. LENDENFELD (85) auch die Augen des von ihm untersuchten *Oncidium daemelii,* und zwar deshalb, weil sie eine epitheliale Retina besitzen.

[1] Bei genauerer Kenntnis der Strukturverhältnisse der verschiedenen Rückenaugen dieser Gruppe wird es wohl notwendig werden, sie in zwei Untergruppen zu teilen, nach dem Vorhandensein oder Fehlen der Stützzellen zwischen den Sehzellen.

Digitized by Google

Doch weicht die von v. LENDENFELD gegebene Beschreibung der Retina so sehr von den Befunden SEMPERS und den meinigen ab, daß man für die Augen des *Oncidium daemelii* eine besondere Gruppe einrichten und sie denen aller übrigen gegenüberstellen müßte. Das Fehlen von Abbildungen und die Kürze der vorläufigen Mitteilung lassen jedoch die einzelnen Elemente der Retina des *Oncidium daemelii* mit denen der oben beschriebenen Arten kaum vergleichen.

Allgemeines.

SEMPER geht von der Annahme aus, daß die Rückenaugen der Oncidien nicht nur bei jungen, sondern auch bei erwachsenen Individuen sich neu bilden. Darauf weisen nach seiner Meinung die großen Unterschiede in Zahl und Größe der Augen bei demselben Individuum (77, 2, S. 18) hin[1].

In der Tat konnte SEMPER im Mantel von *Oncis coriacea*, *lutea*, *glabra* und einigen *Oncidium*-Arten das Vorhandensein kleiner Augen, in denen bald die Linse oder der Nerv fehlten, bald die Retina nur aus einem unregelmäßigen Haufen vieleckiger Zellen bestand, feststellen. Wie läßt sich dies erklären? SEMPER bemerkt: »In bezug auf die Deutung dieser Bilder scheinen mir nur vier Auffassungen möglich zu sein: es können diese kleinen Augen entweder degenerierende oder pathologisch veränderte, dann drittens auf einem früheren Zustand der Entwicklung zurückgebliebene oder endlich noch in der Entwicklung begriffene sein« (S. 20).

Die ersten beiden Möglichkeiten fallen schon deshalb weg, weil man wohl kaum annehmen kann, daß die Degeneration oder pathologische Veränderung gleichzeitig alle histologischen Elemente unter gleichzeitiger Vereinfachung und allgemeiner Verkleinerung des Auges betrifft. Folglich kommen nur die beiden letzten Möglichkeiten in Betracht: entweder haben wir es mit auf einem gewissen Entwicklungsstadium stehengebliebenen, oder mit noch normalerweise in der Hervorbildung begriffenen Augen zu tun. SEMPER läßt beide Möglichkeiten gelten, da dies im Grunde genommen gleichbedeutend sei: »in beiden Fällen repräsentieren die kleinen Augen mit ihren abweichenden Struk-

[1] Eigentlich wurden von SEMPER (auf S. 5) solche Schwankungen in Zahl und Größe der Augen nur für einige Arten nachgewiesen und Belege zugunsten der Annahme angeführt, daß (nur!) bei *O. verruculatum* die Anzahl der Augen sich mit der zunehmenden Größe, d. h. also mit dem zunehmenden Alter der Tiere, verringere.

turverhältnissen bestimmte Phasen eines normalen Entwicklungsganges« (S. 20).

Hinsichtlich der wahrscheinlichen Ontogenie der Augen schließt daher SEMPER aus diesen Prämissen, daß »eine aus ganz gleichartigen Zellen bestehende, von einer Pigmentschicht umgebene und mit einem Sehnerv in Verbindung stehende Zellenkugel sich bei der allmählichen Ausbildung und dem Wachstum des ganzen Bulbus in vordere Linsenzellen, hintere Stäbchenzellen und in eine mehr oder weniger scharfe Lage zwischen beiden, die Retinafaserschicht« (S. 21) differenziere. Wovon nehmen jedoch diese von Pigment umgebenen Zellen ihren Ursprung? SEMPER vermutet, daß sich die Augen auf den Papillen der erwachsenen Tiere bilden und untersuchte daher die augenlosen Papillen hierauf näher. Auf diese Weise erhielt er eine Reihe von Bildern, die er als frühe Entwicklungsstadien der Augen auffaßt.

Dem ersten Stadium entspricht nach seiner Ansicht der von ihm auf seiner Fig. 5 (Taf. E) abgebildete Längsschnitt durch eine Papille von *Oncis coriacea.* Unter dem Epithel liegt hier eine große, mit einer konzentrisch geschichteten Konkretion versehene Zelle — die »Konkretionszelle« (*oc*), wie SEMPER sie bezeichnet. Solche Zellen konnte ich bei den von mir untersuchten Arten nicht finden, so daß es möglich scheint, daß sie bei diesen nicht vorkommen[1].

Zwischen dieser Konkretionszelle und dem Epithel finden sich helle »Blasenzellen« (*bl*) mit durchsichtigem Inhalt und mit Kernen, welche an dem inneren, verbreiterten Rand liegen. Diese Zellen sind, wie SEMPER annimmt, aus dem Epithel hervorgegangen. Wenn wir die Abbildungen und die Beschreibung dieser »Blasenzellen« mit meinen Abbildungen der kleinen einzelligen Drüsen vom Typus I vergleichen, so können wir uns unschwer davon überzeugen, daß hier jedenfalls von denselben Gebilden die Rede ist. SEMPER selbst gab (S. 23) eine entsprechende Charakteristik der kleinen Drüsenzellen: »Sie sind ... äußerst klein, kaum doppelt so groß wie die Epidermiszellen selbst« und enthalten »immer einen sehr dünnflüssigen Inhalt«, was er wahrscheinlich aus ihrer Unfähigkeit sich zu färben schloß.

Wenn wir das von mir über die wahrscheinliche Entstehung dieser Drüsen aus den Bindegewebs-Schleimzellen beobachtete in Betracht ziehen, so wird es uns begreiflich, weshalb SEMPER in nächster Nachbarschaft von diesen, mit dem Epithel (durch den Ausführgang?) in Verbindung stehenden Zellen der Augenanlage eine große Anzahl von

[1] v. LENDENFELD bemerkt, daß diese Konkretionen »are composed of carbonate of lime and homologous to parts of the shell of other related pulmonates«.

Blasenzellen vorfand. SEMPER meint selbst, daß sich in einem der nächsten Stadien »einige Blasenzellen zu hellen, keine Konkretionen enthaltenden Drüsensäckchen umgebildet« haben. JOYEUX-LAFFUIE (82, S. 294—295) und nach ihm v. WISSEL (98, S. 593—94) sind gleichfalls der Meinung, daß SEMPER hier einzellige Drüsen für Entwicklungsstadien des Augen gehalten hat.

In den folgenden Stadien bildet sich zwischen den »Blasenzellen« (und wie SEMPER annimmt, aus denselben) »ein unregelmäßig gestalteter Pfropf von verschieden großen Zellen mit eigentümlichem Inhalt« (S. 24; Taf. E, Fig. 4, 7, 8 *ap*), der sich genau so tingiert, wie die Linsenzellen und beim Gerinnen in Alkohol häufig in zwei Teile, einen äußeren und einen inneren zerfällt. SEMPERS Beschreibung und Abbildungen deuten auf eine große Ähnlichkeit dieser Zellen mit den das epitheliale Sinnesorgan begleitenden gigantischen Zellen hin. Da nun SEMPER bisweilen zu diesen »Pfropfen« hinziehende Nerven beobachten konnte, so dürfte hieraus klar hervorgehen, daß er die epithelialen Sinnesorgane für Entwicklungsstadien der Augen angesehen hat. Hiermit stimmt auch überein, daß er an den Seiten des »Pfropfes« eine große Menge einzelliger Drüsen fand.

So muß denn der Versuch SEMPERS, die Entwicklung der Augen zu erklären, als mißglückt bezeichnet werden.

Wenn nun aber keine früheren Stadien der Augenbildung vorkommen, welche Erklärung könnten wir dann für die kleinen vereinfachten Augen geben? Mir scheint, daß wir es hier mit in der Entwicklung stehengebliebenen Augen zu tun haben. Doch besteht ein wesentlicher Unterschied zwischen einem in der Entwicklung stehengebliebenen und einem in Entwicklung begriffenen Organ, und man kann aus dem Bau solcher in der Entwicklung aufgehaltener Augen die Ontogenie nicht sicher erschließen. Ein in der Entwicklung stehengebliebenes ist stets ein unnormales Auge. Was ist nun an ihm unnormal und welche Ursachen verhindern seine Weiterentwicklung?

Mir scheint, daß das Fehlen von Linsenzellen oder eines Nervs, die abnorm starke Ausbildung der später die Retina bildenden Zellen usw. die Hindernisse sind, welche die weitere Entwicklung unmöglich machen. SEMPER bemerkt weiter unten (S. 26) in bezug auf die von ihm außerhalb der Pigmentschicht des Auges bei *Oncis coriacea* (Taf. E, Fig. 3) beobachteten Zellen des Augenpfropfes (Linsenzellen, gigantische Zellen) ganz richtig: »Wenn man aber bedenkt, daß überhaupt die Entstehung dieser Rückenaugen selbst bei dem Individuum ganz von zufälligen Ursachen abhängt — da dicht nebeneinander Haufen mit drei bis elf

Augen gefunden werden —, so erscheint die Annahme, daß auch bei der Entwicklung der einzelnen Teile des Auges der Zufall eine große Rolle spiele, nicht gar so unberechtigt.«

Zugunsten der Annahme, daß die kleinen Augen in der Entwicklung aufgehaltene Organe darstellen, spricht auch der Umstand, daß Semper keine Übergangsstadien zu jüngeren Entwicklungszuständen entdecken konnte.

Dennoch bin ich der Ansicht, daß Semper mit seiner Behauptung, daß die erste Anlage des Auges durch Einwanderung von Epithelzellen in das Bindegewebe geschehe, recht hat.

Mit Ausnahme der Sehzellen und der Linsenzellen finden wir alle bindegewebigen Elemente der Augen schon im Corium vorgebildet. Die Pigmentlage ist selbst im ausgebildeten Auge nicht scharf von dem umgebenden Bindegewebe abgegrenzt, und in nächster Nachbarschaft des Auges finden sich stets Pigmentzellen, die eine Übergangsform zu den typischen, verästelten Pigmentzellen des Coriums darstellen. Die Nervenstränge werden stets von einer Bindegewebsmembran umhüllt, und das Bindegewebe der Nervenfaserschicht unterscheidet sich weder durch den Charakter seiner Fasern, noch durch den seiner Kerne von der Nervenhülle; dasselbe gilt auch für die Hülle der Linsenzellen. Selbst die Linsenzellen lassen sich bisweilen außerhalb des Auges beobachten, wie es von Semper nachgewiesen wurde, und ihre Ähnlichkeit mit den gigantischen Zellen ist so groß, daß wohl kaum an dem gemeinsamen Ursprung der beiderlei Zellen gezweifelt werden kann. Wir haben allen Grund, anzunehmen, daß diese Zellen aus den Schleimzellen hervorgehen, da es mir bei einigen Arten (*Oncidium peronii* und *verruculatum*) gelang, ebensolche Zellen von etwas geringerer Größe, die durch Übergangsformen mit den Schleimzellen verbunden sind, zu beobachten.

Der Schwerpunkt der Frage liegt nun in der Herkunft der Sehzellen. Sämtliche übrigen Sinneszellen sind ectodermalen Ursprunges, weshalb meiner Ansicht nach die Herleitung der Sehzellen vom Epithel nicht wohl in Zweifel gezogen werden kann. Es bleibt uns daher nur die Frage zu lösen, ob dieselben durch Einstülpung einer Augenblase, wie bei den Tentakelaugen der Gastropoden, hervorgegangen sind, oder ob sie einem Auswanderungsprozeß einzelner Epithelzellen in das Corium ihre Entstehung verdanken. Mir will es scheinen, als könnten wir mit vollem Recht die letztere Annahme für die richtige halten. Denn wie sollten wir bei Annahme der ersten Voraussetzung, die Inversion der Retina und den blinden Fleck erklären. Anders steht es mit den Augen

von *Pecten* und *Spondylus*: dort tritt der Nerv an die Vorderwand einer Augenblase.

Und wo wäre der abschließende Teil der Blasenwand hier zu suchen? Etwa in der Pigmentlage? Doch dieselbe ist nicht vom Bindegewebe geschieden. Oder in der Linse? Diese wird von der Retina durch Bindegewebsfasern und eine Bindegewebsmembran getrennt. Welche Erklärung wäre endlich für die in ihrer Entwicklung aufgehaltenen Augen, in denen SEMPER das Vorhandensein von zu einem Klumpen zusammengeballten Sehzellen beobachtete, und für die Augen von *Oncidium typhae* und *ambiguum* mit mehrschichtig angeordneten Sehzellen zu finden?

Nur die Annahme, daß die Sehzellen durch Einwanderung einzelner Epithelzellen in das Corium entstanden sind, bildet eine genügende Erklärung für die Entstehung der Rückenaugen. Ihre Entwicklung würde sich uns dann folgendermaßen darstellen (s. umstehende Textfiguren).

Durch Einwanderung von Epithelsinneszellen in das Bindegewebe des Corium bildete sich eine Gruppe unregelmäßig vieleckiger Zellen. Zwischen diesen Zellen und dem Epithel entwickelten sich dann aus den Schleimzellen die Linsenzellen, wobei die sie umgebenden Bindegewebsfasern eine Hülle um sie bildeten. Die dieses primitive Auge umringenden Pigmentzellen sammelten sich nun in einer dichten Schicht um dasselbe an und bildeten so die Pigmentlage. Diesem Stadium entsprechen die Augen von *Oncidium ambiguum* und *typhae*. Im Laufe der weiteren Entwicklung des Auges andrer Arten begann eine allmähliche Differenzierung der Retina, bis diese den Charakter des völlig ausgebildeten Auges erreicht hat.

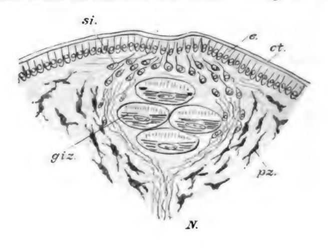
Sind nun einmal die Rückenaugen der Oncidien nicht als Blasenaugen entstanden und ist der epitheliale Charakter ihrer Retina eine sekundäre Erscheinung, so lassen sich diese Augen selbstverständlich nicht mit denen von *Pecten* und *Spondylus*, den Mittelaugen der Skorpione und den Hauptaugen der Spinnen zu einer Gruppe vereinigen, wie dies HESSE (02) tut, von einer Zusammenstellung derselben mit den Wirbeltieraugen, die wir bei HATSCHECK (89) finden, ganz zu schweigen.

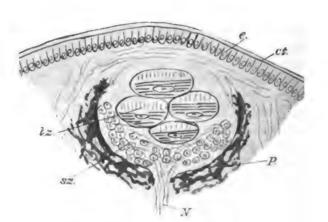
In der von HESSE (02) aufgestellten systematischen Tabelle der Augen müßten die Rückenaugen der Oncidien in eine Reihe mit den Sehorganen der Plathelminthen, Nematoden, Chaetognathen, Hirudineen u. a. aufgenommen werden.

Am nächsten stehen ihrem Bau nach diesen Rückenaugen die

Digitized by Google

invertierten Augen der **Gnathobdelliden** und **Chaetognathen**[1]. Die ersteren haben den blinden Fleck mit den Rückenaugen der Oncidien





Bezeichnung der Buchstaben s. S. 177.

[1] Was die Augen von *Cardium muticum* betrifft, so besitzen sie zwar eine das Auge umgebende Pigmentschicht bindegewebiger Herkunft, müssen aber doch auf Grund der neuen Untersuchungen Zugmayers (04) zu den Blasenaugen vom Typus der *Pecten*-Augen gerechnet werden.

Anders verhalten sich die Augen von *Cardium edule.* Wenn dieselben nicht, wie Patten (86) voraussetzt, reduzierte Augen des höheren Typus repräsentieren,

Digitized by Google

gemein, während die letzteren sich ihnen durch die Struktur ihrer Sehzellen nähern. Aus der Beschreibung und den Abbildungen der Augen von *Spadella hexaptera*, die wir HESSE (02) verdanken, läßt sich ersehen, daß das Schicksal der Neurofibrillen in den Sehzellen dieser Art beinahe dasselbe ist wie in den Rückenaugen der Oncidien. In die Zelle eingetreten, wendet sich die Neurofibrille dem Kern zu, verschwindet in unmittelbarer Nähe desselben, um distal vom Kern von neuem aufzutreten und eine knopfförmige Verdickung zu bilden. Distal von letzterer verschwindet sie im Stäbchen. Dieses letztere besteht, ebenso wie in den Oncidienaugen, aus zwei Teilen, und zwar aus einem dunkel färbbaren distalen, welcher dem Protoplasmaknäuel der Sehzellen der Oncidienaugen entspricht und einem durchsichtigen proximalen Teil, dem »Knauf des Stäbchens«, welcher, ebenso wie bei den Oncidien zum proximalen Ende der Zelle hin konvex ist. HESSE nimmt an, das Stäbchen wäre in seiner Gesamtheit nur eine umgewandelte Neurofibrillenendigung, doch scheint mir die Abbildung dieser Zellen eher dafür zu sprechen, daß die Neurofibrille im Stäbchen in zahlreiche feinere Elementarfibrillen zerfällt und ebenso in demselben verschwindet, wie dies bei den Oncidien der Fall war. Doch sind dies nur Annahmen. Bei den Gnathobdelliden finden wir im Innern der Sehzellen eine durchsichtige Vacuole, welche ebenfalls an die durchsichtige äußere Schicht des Stäbchens in den Sehzellen der Oncidien erinnert.

Die Verästelung der Neurofibrillen in der Sehzelle in feinere Fibrillen trifft man sehr häufig an. HESSE (02) verdanken wir die Beschreibung einer solchen Verästelung in den Grubenocellen der Gastropoden (*Patella*, *Haliotis*, *Turbo*, *Murex*), und ebenso könnte auch der Zerfall der Neurofibrillen in »Stiftchensäume«, den HESSE in den Sehzellen verschiedener Tiere nachwies, insofern sich dies bestätigte, derselben Art von Erscheinungen zugerechnet werden.

Was die physiologische Bedeutung der Rückenaugen betrifft, so stellen sie in ihrer höchsten Ausbildung zweifellos wirkliche Bildaugen oder Idorgane BEERS dar. Hierauf weist auch das Vorhandensein einer Linse und die regelmäßige Anordnung der Sehzellen, sowie der Accommodationsmuskulatur hin. Die Augen von *Oncidium ambiguum* besitzen dagegen wohl kaum die Fähigkeit, wirkliche Bilder aufzunehmen, da

so hätten wir in ihnen den Augen der Oncidien ihrem Ursprunge nach sehr nahestehende Gebilde vor uns. Die Linse bildet sich hier ebenso wie bei den Oncidien aus Bindegewebszellen. Der Pigmentschicht, welche hier durch pigmentiertes Epithel ersetzt ist, entspricht die Argentea, die sich in die Linsenkapsel fortsetzt. Dieselbe verdankt gleichfalls dem Bindegewebe ihren Ursprung, und der Nerv bildet bei seinem Durchtritt in ihr eine Öffnung (ZUGMAYER, 04).

die Mehrschichtigkeit der Retina diesem ein unüberwindliches Hindernis in den Weg legt. Im übrigen würde es sich wohl verlohnen, diese Augen einer nochmaligen genauen Untersuchung zu unterziehen.

Moskau, 6. Juni 1907.

Literaturverzeichnis.

97. St. Apáthy, Das leitende Element des Nervensystems und seine topographischen Beziehungen zu den Zellen. Mitt. d. Zool. Station Neapel. Bd. XII, S. 495.

82. J. Carrière, Die Fußdrüse der Prosobranchier und das Wassergefäßsystem der Lamellibranchier und Gastropoden. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XXI, S. 438.

97.1 R. Hesse, Untersuchungen über die Organe der Lichtempfindung bei niederen Tieren. II. Die Augen der Plathelminthen, insonderheit der Tricladen Turbellarien. Diese Zeitschr. Bd. LXII, S. 527.

87.2 — Desgl. III. Die Sehorgane der Hirudineen. Ebenda, S. 671.

02. — Desgl. VIII. Weitere Tatsachen. Allgemeines. Ebenda. Bd. LXXII, S. 565.

96. E. Jaenichen, Beiträge zur Kenntnis des Turbellarienauges. Diese Zeitschrift Bd. LXII. S. 250.

82. J. Joyeux-Laffuie, Organisation et développement de l'Oncidie. Arch. zool. expérim. T. X, p. 225.

85. R. v. Lendenfeld, Preliminary report on the histological structure of the dorsal papillae of certain species of Onchidium. Proc. Linn. Soc. New South Wales. 1885. Bd. X, p. 730.

88. F. Leydig, Untersuchungen zur Anatomie und Histologie der Tiere. Bonn.

05. H. Merton, Über die Retina von Nautilus und einiger dibranchiaten Cephalopoden. Diese Zeitschr. Bd. LXXIX, S. 325.

84. A. Nalepa, Die Intercellularräume des Epithels und ihre physiologische Bedeutung bei den Pulmonaten. Sitzungsber. der k. k. Acad. der Wiss. Wien. II. Cl. I. Abt. Bd. LXXXVIII, S. 1180.

86. W. Patten, Eyes of Molluscs and Arthropods. Mitt. d. Zool. Station Neapel. Bd. VI, S. 542.

93. L. Plate, Studien über opisthopneumone Lungenschnecken. II. Die Oncidiiden. Zool. Jahrb. Abt. f. Anat. Bd. VII, S. 93.

98. L. Plate, Beiträge zur Anatomie und Systematik der Janelliden. Zool. Jahrb. Abt. f. Anat. Bd. XI, S. 193.

92. G. Retzius, Das sensible Nervensystem der Mollusken. Biologische Untersuchungen. N. F. Bd. IV, S. 11. Stockholm.

77.1 C. Semper, Reisen im Archipel der Philippinen. 2. Teil. Bd. III. Landmollusken. Wiesbaden.

77.2 — Über Sehorgane vom Typus der Wierbeltieraugen auf dem Rücken von Schnecken. Ebenda. Bd. III. Ergänzungsheft.

77.3 — Über Schneckenaugen vom Wirbeltiertypus. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XIV, S. 1172.

07. W. Stantschinsky, Zur Anatomie und Systematik der Gattung Oncidium. Zool. Jahrb. Abt. f. System. Bd. XXV, S. 353.

98. K. v. Wissel, Beiträge zur Anatomie der Gattung Oncidiella. Zool. Jahrb. Suppl. Bd. IV, S. 583.

04. Zugmayer, E. Über Sinnesorgane an den Tentakeln des Genus Cardium. Diese Zeitschr. Bd. LXXVI, S. 478.

Erklärung der Abbildungen.

Gemeinsame Bezeichnung:

A, Auge;
ag, Ausführgang der großen einzelligen Drüsen;
am, Accommodationsmuskel des Auges;
bg, Bindegewebe;
bk, Kern der Bindegewebszelle;
bm, Basalmembran;
bz, Bindegewebszelle;
C, Cornea;
cl, Intercellulargang;
ct, Cuticula;
cz, Konkretionszelle;
d, kleine einzellige Drüse mit durchsichtigem Inhalt (Typus I);
Dr, große einzellige Drüse;
dr, kleine einzellige Drüse mit dunkelfärbbarem Inhalt;
e, Epithel;
ek, Kern der Epithelzelle;
F, Nervenfaserschicht der Retina;
ggz, große Ganglienzelle;
giz, gigantische Zelle des epithelialen Sinnesorgans;
gz, Ganglienzelle;
if, Intercellulargangsfibrille;
iz, indifferente Bindegewebszelle;
kgz, kleine Ganglienzelle;
kl, sog. knäuelartiges Gebilde in den Sehzellen;
kn, knöpfchenart. Gebilde in d. Sehzellen;
kt, Kittleisten des Epithels;
L, Linse;
Lh, bindegewebige Linsenhülle;
Lhk, Kern der Linsenhülle;
lk, Kern der Linsenzelle;
lz, Sinneszelle;
m, Muskelzelle;
mk, Kern der Muskelzelle;
N, Nerv;
nf, Nervenfibrille;
nh, Nervenhülle;
nhk, Kerne der Nervenhülle;
nv, Nervenfaser;
P, Pigmentschicht des Auges;
p, Pigmentkörnchen;
pf, Nervenfibrillenverzweigungen;
pz, Pigmentzelle;
pzk, Pigmentzellenkern;
S, Sehzellenschicht des Auges;
si, Sinneszelle;
sl, Schleimzelle;
smz, Sphinctermuskelzelle;
sph, Sphincter der großen einzelligen Drüsen;
st, Stäbchen;
stl, Stützleisten zwischen den Sehzellen;
stz, Stützzelle;
sz, Sehzelle;
szk, Kern der Sehzelle.

Tafel V.

Fig. 1. Vertikalschnitt durch das Epithel einer Papille von *Oncidium verruculatum*. Unter dem Epithel (*e*) liegt die Bindegewebsschicht der Haut. Die Epithelzellen zeigen unter der Cuticula (*ct*) einen Alveolarsaum (*as*); sie weisen

Digitized by Google

eine Wabenstruktur mit parallel der Zellachse geordneten Wabenreihen auf. Vergrößerung 540.

Fig. 2. Flächenschnitt durch das Epithel von *Oncidium fungiforme*. Der Schnitt ist unmittelbar unter der Cuticula geführt. Vergrößerung 540.

Fig. 3. Idem. Tieferer Schnitt durch das Epithel von *Oncidium fungiforme*, in der Höhe der Zellkerne. Man sieht die Kittleisten (*kt*) zwischen den Epithelzellen (*e*). Vergrößerung 540.

Fig. 4. Vertikalschnitt durch die Bindegewebsschicht der Haut von *Oncidium buetschlii* zwischen zwei Papillen. Vergrößerung 540.

Fig. 5. *Oncidium buetschlii*. Schnitt durch einen Papillengipfel. *Drh*, Bindegewebshülle einer tiefer liegenden großen Drüse, darin ein Kern. Eisenhämatoxylin-Orange. Vergrößerung 540.

Fig. 6. *Oncidium meriakrii*. Flächenschnitt durch einen Papillengipfel, in Nelkenöl aufgehellt. *a*, Mündung der kleinen Drüsenzellen; *a'*, Mündung der großen Drüsenzellen. Vergrößerung annähernd 350.

Fig. 7. *Oncidium verruculatum*. Längsschnitt durch eine große einzellige Drüse. *ei*, Epitheleinsenkung, in welche der Ausführgang mündet. *Drk*, Kern der Drüse; *Sk*, zusammengeballter Inhalt der Drüse. Vergrößerung 200.

Fig. 8. *Oncidium buetschlii*. Längsschnitt durch den Ausführgang einer großen einzelligen Drüse. Vergrößerung 540.

Fig. 9. *Oncidium buetschlii*. Querschnitt durch den Ausführgang einer großen Drüse. Vergrößerung 540.

Fig. 10 *a—f*. *Oncidium buetschlii*. Verschieden gestaltete Pigmentzellen aus dem Corium. Vergrößerung 740.

Fig. 11—11*b*. *Oncidium buetschlii*. Muskelzellen aus der Haut. *mk*, Kern der Muskelzelle; *pr*, Sarcoplasma; *cn*, contractile Substanz; *ef*, Stützfibrillen. Vergrößerung 1000. 11 *a* stellt einen Längsschnitt, 11 *b* Querschnitte dar. Auf letzterer Abbildung sind Zellen mit verschiedener Anzahl von Stützfibrillen abgebildet.

Fig. 12. *Oncidium buetschlii*. Endigung einer Muskelzelle am Epithel. Längsschnitt. Vergrößerung 540.

Fig. 13. *Oncidium verruculatum*. Querschnitt durch einen Nervenstrang der Haut. Vergrößerung 740.

Fig. 14. Dieselbe Art. Längsschnitt durch einen Nerv. Vergr. 740.

Fig. 15. *Oncidium peronii*. Sinneszellen des Rückenepithels in der Nähe der Augen. Längsschnitt. Vergr. 1000.

Fig. 16. *Oncidium verruculatum*. Längsschnitt durch einen Papillengipfel mit einem epithelialen Sinnesorgan. *mm*, zur Ausstülpung des Sinnesepithels dienende Muskelzellen. Vergr. 540.

Fig. 17. *Oncidium peronii*. Komplizierte Papille mit drei Augen. Lupenvergrößerung.

Tafel VI.

Fig. 18. *Oncidium peronii*. Gigantische Zellen des epithelialen Sinnesorgans. Man sieht wie die Verästelungen (*N'*) des Nervs (*N*) dieselben mit ihren Fasern (*nv*) umspinnen. Vergr. 540.

Fig. 19. *Oncidium verruculatum*. Papillengipfel mit vier Augen, in Nelkenöl aufgehellt. *enz*, subepitheliales Blutsinusnetz. Vergr. 70.

Digitized by Google

Fig. 20—28. *Oncidium verruculatum.*

Fig. 20. Schnitt durch die Achse des Auges. *m*, zur Retraktion des Auges dienende Muskelzellen; *bg'*, kompaktes Bindegewebe, welches eine Art Hülle um das Auge bildet. Vergr. 420.

Fig. 21. Querschnitt durch das Auge in der Höhe der Pupille. Vergr. 540.

Fig. 22. Längsschnitt durch die Sehzellen des Retinagrundes. *bz'*, Bindegewebszellen in der Faserschicht der Retina; *pz'*, runde Pigmentzelle außerhalb der Pigmentschicht; *bg'*, die letztere umgebende kompakte Bindegewebshülle. Vergr. 1000.

Fig. 23. Sehzellen des distalen Teiles der Retina, schräg geschnitten. Vergrößerung 1000.

Fig. 24. Querschnitt durch die Sehzellen des Retinagrundes. *sz'*, an ihrem inneren Ende zwischen dem Kern und der Nervenfaser durchschnittene Sehzellen; sz^2, in der Gegend des Kernes; sz^3, in der Region der knopfartigen Verdickung geführter Schnitt; sz^4, Querschnitt des Stäbchenteiles. Vergr. 1000.

Fig. 25—28 stellen Schnitte aus einer Querschnittserie des Auges dar.

Fig. 25. Querschnitt durch den Sehnerv kurz vor dem Eintritt in das Auge. Um den Nerv sieht man die Pigmentzellen (*pz*) mit verschieden großen Pigmentkörnern (*p*). Vergr. 1000.

Fig. 26. Querschnitt durch die Durchtrittsstelle des Nervs durch die Pigmentlage des Auges (blinder Fleck). Vergr. 1000.

Fig. 27. Querschnitt durch die Retina (blinder Fleck). N^1—N^4, die vier durch Bindegewebe voneinander getrennten Nervenbündel. Vergr. 1000.

Fig. 28. Querschnitt durch den proximalen Teil des Bulbus. Nervenfaserschicht der Retina. Auf der Abbildung sind einzelne Nervenstränge (N^1) mit den von ihnen abgehenden Verzweigungen (*nv*) und einzelne Nervenfasern sichtbar. Vergr. 1000.

Fig. 29. *Oncidium peronii.* Aus sechs Augen bestehende Gruppe auf einer Papille. Die Spitze der Papille ist abgeschnitten und in Nelkenöl aufgehellt. Im Centrum des von den Augen gebildeten Ringes liegt eine große einzellige Drüse (*Dr*). Vergr. 70.

Fig. 30. *Oncidium meriakrii.* Längsschnitt durch die Sehzellen. Im Bindegewebe der Faserschicht der Retina (*F*) sieht man einen Kern (*bk*). Vergr. 1000.

Tafel VII.

Fig. 31—33. *Oncidium peronii.*

Fig. 31. Längsschnitt eines Auges. Der Schnitt ist seitwärts vom blinden Fleck und dem Sehnerv geführt. *N'*, Verästelungen des Sehnervs, die sich zu den Sinneszellen (*si*) des Epithels um das Auge hinziehen. In der Umgebung des Auges liegen zahlreiche Zellen mit dunkel färbbaren Konkretionen. Vergr. 540.

Fig. 32. Drei Sehzellen im Längsschnitt. Vergr. 1000.

Fig. 33. Gruppe von Zellen mit dunkel färbbaren Konkretionen in nächster Nachbarschaft des Auges: *czk*, Zellkerne; *cc*, Konkretionen. Vergr. 1000.

Fig. 34—38. *Oncidium buetschlii.*

Fig. 34. Gipfel einer Papille mit vier Augen, in Nelkenöl aufgehellt. Die Augen sind tief eingezogen und werden durch die Ränder der entstandenen Einsenkung und den Centralteil der Papille überdacht. Vergr. 70.

Fig. 35. Vertikalschnitt durch eine Papille mit vier Augen. Der Schnitt

Digitized by Google

hat zwei Augen längs getroffen; an dem einen sieht man den Eintritt des Sehnervs. Die Augen sind eingestülpt und werden durch den Centralteil der Papille (*cp*) überdacht. Die Linsenzelle (*L*) ist in zwei Abschnitte differenziert: einen äußeren grobfaserigen und dunkler färbbaren (lz^1) und einen inneren feinfaserigen (lz^1) mit dem Kern (*lk*). *cz*, Zellen in der Augengegend mit dunkelfärbbarem Inhalt. Vergr. etwa 180.

Fig. 36. Längsschnitt durch die Sehzellen. Vergr. 1000.

Fig. 37. Querschnitt der Retina. *sz'*, Querschnitt des inneren Teiles einer Sehzelle; *st*, durch den Stäbchenteil. Vergr. 1000.

Fig. 38. Querschnitt des Sehnervs vor seiner Spaltung in vier Stränge für jedes Auge der Papille. Im Nerv ist der Kern einer Ganglienzelle (*gz*) sichtbar. Im Bindegewebe erkennt man verschiedene Zellelemente. *mz*, Muskelzellen; *bz*, spindelförmige und verästelte Bindegewebszellen; *sl*, Schleimzellen; *cz*, Zellen mit dunkel färbbaren Konkretionen. Vergr. 900.

Fig. 39. *Oncidium fungiforme.* Axialer Längsschnitt durch das Auge. lz^1 u. lz^2, äußerer und innerer Teil der Linse; *bk*, Bindegewebskerne; *gzk*, Kerne der Ganglienzellen der Nervenfaserschicht der Retina. Vergr. 540.

Fig. 40. *Oncidium fungiforme.* Längsschnitt durch die Sehzellen. Bezeichnungen wie auf Fig. 39. Vergr. 1000.

Digitized by Google

Die Desmoscoleciden.

Von

Dr. Alexander Schepotieff
(St. Petersburg).

Mit Tafel VIII—X.

I. Historisches.

Desmoscolex wurde zuerst von CLAPARÈDE im Jahre 1862 in St. Vaast in der Normandie beobachtet. Er bezeichnete ihn als eine »abweichende, mit den Anneliden verwandte Tierform«, gab aber nur eine sehr kurze Beschreibung der äußeren Form.

1865 beobachtete METSCHNIKOFF eine hierhergehörige Form in Helgoland und betrachtete sie als Larve eines noch unbekannten Arthropoden.

GREEFF untersuchte 1869 mit großer Genauigkeit den von CLAPARÈDE beobachteten *Desmoscolex minutus*. Er beurteilte *Desmoscolex* als eine »Zwischen- bzw. Entwicklungsstufe vom Nematoden zum Annelidentypus«, als eine Form, die äußerlich den Anneliden ähnelt, innerlich aber noch den Grundbau der Nematoden aufweist. Abgesehen von der Beschreibung einiger neuer Arten und gründlicherer Untersuchung ihrer äußeren Körperform, studierte er auch die innere Organisation, soweit sie sich an Totalpräparaten feststellen ließ. Er konnte den Verlauf des Darmkanals und die allgemeine Gestalt der Genitalien erkennen.

1876 beschrieb PANCERI zwei neue Arten und gab nochmals eine Beschreibung der äußeren Körperform von *Desmoscolex minutus*, während er die innere Anatomie nur kurz berührte.

REINHARD entdeckte 1883 zwei weitere Arten, ohne ihren inneren Bau zu berücksichtigen.

Seitdem ist die Gruppe dieser eigentümlichen Würmer von den Zoologen fast gänzlich vergessen worden. In vielen Lehrbüchern, wie z. B. in denen von KORSCHELT und HEIDER, LANG, CLAUS oder R.

Hertwig, werden sie überhaupt nicht erwähnt, auch nicht unter den Nematodenfamilien. In den wenigen Lehrbüchern, die sie besprochen, wie z. B. im »Traité de zoologie« von Perrier oder in der »Cambridge Natural History« (Harmer und Shipley), stehen sie entweder unter den Nematoden oder bilden eine besondere Klasse, die als Anhang zu den Nematoden bezeichnet ist.

II. Die allgemeine Körperform.

Die Desmoscoleciden haben einen gestreckt walzenförmigen Körper, der sich vorn und nach hinten allmählich verjüngt. Sie sind getrenntgeschlechtlich, und das Weibchen ist stets fast doppelt so lang als das Männchen.

Am Körper aller Arten (abgesehen von einem einzigen — *D. chaetogaster*) finden sich dunklere, undurchsichtige Querringe (*R*, Fig. 1, 2, 5, 8, 9, 14, 37, Taf. VIII; Fig. 5 u. 6, Taf. IX), die mit hellen durchsichtigen Zwischenzonen (*Zz*, Fig. 1, 2, 5, 9, 13, 24, 37, Taf. VIII; Fig. 5 u. 8, Taf. IX) abwechseln. Ein gut abgesonderter Kopf (*Kf*, Fig. 1, 2, Taf. VIII usw. der Fig.[1]) ist ferner zu erkennen.

Die Zahl der Querringe variiert je nach der Art von 12 bis 72. Sie sind meist hohe, scharf abgegrenzte und von der äußeren Cuticula unabhängige Gebilde, von welchen Borsten entspringen (*R*, Fig. 5, Taf. IX). Auf Querschnitten durch den Körper in der Höhe der Ringe (Fig. 9, Taf. IX) kann man stets eine dünne innerste Schicht oder die eigentliche Körpercuticula (*Cut*) und eine sehr breite äußere Schicht (*R*) erkennen, welch letztere den eigentlichen Ring bildet. Zwischen beiden Schichten besteht immer eine deutliche Grenze. Die Substanz der Ringe ist brüchig, undehnbar und schneidet sich sehr schwer. Auf den Schnitten kann man bei schwachen Vergrößerungen im Innern der Ringe eine Anzahl Zwischenräume erkennen. Die genauere Untersuchung zeigt, daß die Ringe aus einem Aggregat kleinster Bruchstücke von Fremdkörpern zusammengesetzt sind, die durch ein Secret der Körperwand verkittet sind. Es finden sich Sandkörner, Bruchstücke von Foraminiferenschalen und Diatomeen (neben *R*, Fig. 9, Taf. IX). Alle diese Körper sind durch eine grobkörnige Grundsubstanz zu einem festen Ring verbunden, der äußerlich glatt ist. In der Substanz des Ringes können oft hohle Lückenräume vorhanden sein, welche die Veränderungen der Farbe der Ringe bei verschiedener Beleuchtung

[1] *Kf*, Fig. 1—3, 6, 11, 13, 20, 24, 25, 27, 30, 34 u. 35, Taf. VIII; Fig. 1, 3, 7 u. 10, Taf. IX.

Digitized by Google

erklären. Bei auffallender Beleuchtung sehen die Ringe wie dunklere (z. B. Fig. 5, Taf. IX), manchmal ins Olivengrün spielende Gebilde aus; in durchfallendem dagegen sind sie grau, häufiger ganz schwarz, undurchsichtig (z. B. Fig. 7 u. 8, Taf. IX). Bei Arten mit vielen schmalen Ringen (z. B. Fig. 15 oder 21, Taf. VIII), oder überhaupt bei schwacher Vergrößerung erscheinen alle Ringe fast gleich breit. Bei Arten mit wenigen, aber stark entwickelten, hohen Ringen ist ihre Breite dagegen verschieden (Fig. 5, 7 u. 8, Taf. IX). Ihre größte Breite und Höhe erreichen die Ringe in der Körpermitte, während sie in der vorderen Region etwas schmäler sind (Fig. 1 u. 2, Taf. VIII usw.). Auch die einzelnen Ringe haben oft in ihrem Verlauf verschiedene Höhe oder Breite und bieten daher in verschiedenen Lagen des Tieres ein wechselndes Aussehen (*R*, Fig. 5, Taf. IX). Am meisten unterscheidet sich von den übrigen der hinterste oder der sog. Endring.

Die Zwischenzonen (*Zz*) sind dehnbar, indem beim Kriechen die Ringe näher oder weiter voneinander abstehen. Bei der Fixierung strecken sich die Tiere gewöhnlich aus, so daß, wie es bei den meisten Figuren auf Taf. VIII der Fall ist, die Zwischenzonen in ihrer größten Ausdehnung erscheinen. Der Abstand der Ringe voneinander, bzw. die Länge der Zwischenzonen, ist bei Tieren in ausgedehntem Zustand ebensowenig gleich, wie die der Ringe. Bei allen Arten liegen die Ringe in der vorderen Körperregion näher aneinander als in der mittleren oder hinteren. Die Oberfläche der Zwischenzonen ist nicht glatt, sondern läßt eine feinere Querringelung erkennen (sog. Nebenringe; *Nr*, Fig. 2, 5 u. 7, Taf. IX und bei *Zz*, Fig. 1 u. 2, Taf. VIII). Die Nebenringe sind den echten Ringen nicht vergleichbar, sondern bloß ringförmige Querfalten der Cuticula selbst, entsprechend der Ringelung der Nematodencuticula.

Die Borsten sitzen ausschließlich auf den Ringen und gewöhnlich paarweis nahe beieinander. Man kann zusammengesetzte (z. B. *Kb*, Fig. 10, Taf. IX) und einfache Borsten (z. B. *Vb*, Fig. 12, Taf. X) unterscheiden. Die zusammengesetzten bestehen aus einem dünnen Hauptstamm (*B*, Fig. 10, Taf. IX) und einem Endglied (*Egl*). Nach der äußeren Form kann man stachelförmige (*Egl*, Fig. 8 u. 10, Taf. IX) und kopfförmige (*Egl*, Fig. 5, Taf. IX) Endglieder unterscheiden. In ihrem Bau unterscheiden sich die beiderlei Borsten bedeutend. Die einfachen Borsten sind solide zugespitzte cuticulare Stacheln (*Vb*, Fig. 12, Taf. X). Der Hauptstamm der zusammengesetzten dagegen ist hohl (*B*, Fig. 22, Taf. X), enthält einen Axialkanal (*Ax*), durch den eine sehr feine Muskelfaser zieht, die sich an die

Digitized by Google

Basis des Endgliedes (*Egl*) anheftet. Mit dieser Einrichtung können sich die Tiere lebhaft bewegen, sogar auf einer glatten Oberfläche, z. B. einem Uhrglas, und gegen einen starken Wasserstrom. Die zusammengesetzten Borsten der Desmoscoleciden sind also locomotorische Organe.

Jede Borste — einfach oder zusammengesetzt — durchsetzt die ganze Dicke des Ringes und inseriert sich auf dem Gipfel einer besonderen cuticularen Erhebung (Papille), die um die Borstenbasis eine Art Scheide oder Borstentasche bildet *Bt*, Fig. 13 u. 15, Taf. IX; Fig. 7, 12 u. 22, Taf. X). Von den Längsmuskelfasern der Körperwand gehen zu der Basis jeder Borste die Bewegungsmuskeln der Borsten (*Mf*, Fig. 22, Taf. X).

Nach ihrer Lage kann man dorsale (*Db*, Fig. 1 u. 2, Taf. VIII usw. der Fig.[1]), seitliche (*Sb*, Fig. 15 u. 30, Taf. VIII) und ventrale (*Vb*, der Fig.[2]) Borsten unterscheiden, die alle gleich lang sind, bis auf die am Endring sitzenden sog. Endborsten (*Ebr* der Fig. [3]), die gewöhnlich länger sind als die übrigen.

Besondere Copulationsborsten fand ich nur bei den Männchen und den Weibchen von *D. minutus* und *D. nematoides* auf, und nur bei geschlechtsreifen Exemplaren (*Copb*, Fig. 1 u. 2, Taf. VIII; Fig. 11, Taf. X). Sie sind sehr lang, zuweilen viermal länger, als die übrigen und stets einfach. Bei unreifen Exemplaren steht an ihrer Stelle ein Paar ventraler (*D. nematoides*) oder seitlicher (*D. minutus*) Borsten, die aber den übrigen vollständig gleich sind.

Der Kopf hat von vorn gesehen einen kreisförmigen (Fig. 10, Taf. IX), von der Seite einen annähernd dreieckigen Umriß (*Kf*, Fig. 7, Taf. IX). In der Mitte verlängert er sich nach vorn in einen kurzen vorderen Vorsprung oder ein Rostrum (*Rs*, Fig. 11 u. 30, Taf. VIII; Fig. 7 u. 10, Taf. IX), das die Mundöffnung (*M*) trägt. Das Rostrum ist im Querschnitt entweder kreisförmig oder dorsoventral schwach abgeplattet. Die Mundöffnung ist also entweder kreis- oder spaltförmig. Sie ist von einem Kreis kurzer, dreieckiger Zähnchen umgeben. An beiden Seiten des Kopfes liegt je ein blasiger hohler Wulst oder ein sog. flügelartiger Anhang (*fA*, Fig. 2, Taf. VIII; Fig. 10, Taf. IX usw.[4]). Diese Anhänge hängen sich an beiden Seiten des Rostrums als schmale bandförmige Wülste an und erweitern sich nach außen

[1] *Db*, Fig. 1 u. 2, Taf. VIII; Fig. 3, 4, 7, Taf. IX; Fig. 12, Taf. X.
[2] *Vb*, Fig. 1 u. 2, Taf. VIII; Fig. 3 u. 7, Taf. IX; Fig. 12, Taf. X.
[3] *Ebr*, Fig. 1, 2, 8, 14, 24, 26 u. 28, Taf. VIII; Fig. 2 u. 8, Taf. IX.
[4] *fA*, Fig. 2, 8, 11, 27 u. 30, Taf. VIII; Fig. 3, 7, 10—13, Taf. IX.

Digitized by Google

und hinten zu breiten Gebilden. In seiner Mitte hat jeder Anhang eine kleine Vertiefung.

Vom Kopf entspringen zwischen den flügelartigen Anhängen dorsal und ventral eine oder zwei Kopfborsten (*Kb*, Fig. 10, Taf. IX usw.[1]). Sie sind den übrigen Borsten vollständig gleich — einfach oder zusammengesetzt, nur sind sie gewöhnlich etwas länger. Sie sind auch frei beweglich, wie die andern Körperborsten. Die feinen Bewegungsmuskeln der Kopfborsten (*Mf*, Fig. 12, Taf. IX) bilden die direkten Fortsätze der Längsmuskeln der Körperwand. An der Dorsal- und Ventralfläche des Kopfes, zwischen den flügelartigen Anhängen, wo die Kopfborsten entspringen, findet sich dieselbe, aus Fremdkörpern bestehende Substanz, welche die Querringe bildet. Man kann also den Kopf als ersten Querring betrachten, der nur durch die flügelartigen Anhänge unterbrochen ist.

Der Endring (*Er* der Fig.[2]) unterscheidet sich etwas von den übrigen Ringen. Er ist entweder von derselben Länge wie diese oder etwas verlängert, walzenförmig und trägt stets eine besondere Endspitze (*Esp*, Fig. 1, Taf. VIII usw. der Fig.[3]), die je nach der Species verschieden entwickelt ist. Bei *D. minutus* ist diese Endspitze hohl und bildet das eigentliche Körperende (*Esp*, Fig. 8, Taf. IX). In diesem Fall ist der Endring den übrigen Querringen des Körpers vollständig gleich (*Er*) und scharf abgegrenzt. Bei den andern Arten ist die Endspitze dagegen solid und bildet eine Art Stachel. Bei diesen Formen ist der Endring nur vorn scharf abgegrenzt, während er nach hinten ohne erkennbare Grenze in die Endspitze übergeht (*Esp* u. *Er*, Fig. 4 oder Fig. 12, Taf. VIII).

An der Oberfläche von *Desmoscolex* findet man beim Männchen drei, beim Weibchen vier Öffnungen. Die Mundöffnung liegt, wie erwähnt, terminal am Rostrum; der After (*A*, Fig. 17, Taf. X) findet sich ventral in der hinteren Körperregion auf einem Vorsprung, dem sog. Afterhügel (*Ah*, Fig. 1 u. 31, Taf. VIII; Fig. 2 u. 8, Taf. IX; Fig. 17 u. 20, Taf. X). Bei den meisten Arten liegt dieser Afterhügel auf einem Querring (z. B. *Ah*, Fig. 8, Taf. IX). Bei einigen liegt er jedoch in einer Zwischenzone (z. B. *Ah*, Fig. 2, Taf. IX). In der vorderen Körperregion ventral und median liegt der sehr feine Excre-

[1] *fA*, Fig. 1, 11, 27, 30 u. 35, Taf. VIII; Fig. 3, 4, 7, 10, 11 u. 13, Taf. IX.

[2] *Er*, Fig. 1, 2, 4, 7, 8, 12—14, 24 u. 36, Taf. VIII; Fig. 2 u. 8, Taf. IX; Fig. 20 u. 21, Taf. X.

[3] *Esp*, Fig. 1, 4, 7, 8, 10, 12, 14, 15, 20, 23, 25, 26, 28, 29 u. 30, Taf. VIII; Fig. 2 u. 8, Taf. IX.

Digitized by Google

tionsporus (*Exp*, Fig. 2, Taf. X). Die weibliche Genitalöffnung findet sich ungefähr in der Körpermitte, ventral in einem der nächsten Ringe hinter den Copulationsborsten (*Gp*, Fig. 10, Taf. X).

Abgesehen von ihrer bedeutenderen Größe unterscheiden sich die reifen Weibchen von den Männchen gewöhnlich leicht durch die an der Körperoberfläche, neben dem Genitalporus in Ein-, Zwei- oder Vierzahl angeklebten großen Eier (*E*, Fig. 2, Taf. VIII). Erst nach erfolgter Segmentation fallen sie vom Körper ab.

Die Größe der einzelnen Individuen ist je nach der Species und dem Geschlecht sehr verschieden, im ganzen aber sehr gering. Die meisten Arten sind mit bloßem Auge gar nicht erkennbar. Nur *D. maximus* erreicht etwa 1 mm Länge. Die mittlere Länge der verbreitetsten Arten, *D. minutus* und *D. nematoides*, variiert von 0,3 bis 0,5 mm. Diese geringen Dimensionen sind wahrscheinlich der Hauptgrund, weshalb diese Tiere, die gar nicht selten sind, bis jetzt so wenig bekannt wurden.

III. Arten und geographische Verbreitung.

Die Desmoscoleciden sind ausschließlich freilebende und kriechende Meeresbewohner. Sie wurden bis jetzt in der Normandie (Claparède, 1863), in Helgoland (Greeff, 1869; Metschnikoff, 1870), Ostende, Dieppe, Nieuport, St. Malo (Greeff, 1869), Ischia (Panceri, 1876) und Odessa (Rheinhard, 1881) beobachtet. Kürzlich fand sie Vanhöffen (1905) bei St. Helena und bei Kaiser-Wilhelms-II.-Land im Südpolargebiet. Ich fand sie in sehr großer Zahl von Arten und Exemplaren in Bergen, in Rovigno, Brindisi und im Golfe von Neapel (Schepotieff, 1907). Man kann also zweifellos die Desmoscoleciden als Kosmopoliten betrachten.

Wie ich schon in meinem vorläufigen Bericht über die Systematik der Desmoscoleciden betonte, müssen folgende Hauptmerkmale der Systematik zugrunde gelegt werden:

1) Die Zahl der Ringe. Diese ist für jede Art konstant und verändert sich nicht mit der Geschlechtsreife.

2) Die Gestalt des Endringes. Bei gewissen Arten hat der Endring eine sehr kurze Endspitze und zwei seitliche Endborsten, bei andern aber fehlen letztere, und die Endspitze ist mehr oder weniger stark verlängert. Nach dieser Eigentümlichkeit kann man alle Arten in zwei Gruppen zerlegen: zu einer Gruppe gehören die, die zwei Endborsten haben — sog. Bicerca, zu der andern die, welche lange Endspitze und kleine Endborsten haben — sog. Monocerca.

3) Die Zahl der Kopfborsten. Bei einigen Arten sind vier, bei andern zwei — eine dorsale und eine ventrale — Kopfborsten vorhanden.

4) Die Lage des Afters. Bei den meisten Arten liegt der Afterhügel auf einem Querringe, bei einigen aber in einer der Zwischenzonen.

Die Lage und die Zahl der Borsten auf den Ringen hat nur bei den Formen mit wenigen Ringen eine systematische Bedeutung, da bei den andern ihre Lage und Zahl entweder unregelmäßig oder nur sehr schwer festzustellen ist.

a. Die Arten mit zwei Endborsten und schwach entwickelter, kleiner Endspitze (Bicerca).

1) *Desmoscolex minutus* Claparède (1863; Fig. 1 u. 2, Taf. VIII; Fig. 3—25, Taf. IX; Fig. 3—5 u. 7, Taf. X).

Zahl der Ringe = 17. (Hier, wie bei den folgenden Arten, sind alle Ringe mit dem Endring zusammengezählt, der Kopf aber nicht mitgerechnet.)

Ringe sind sehr groß und hoch. In der hinteren Körperpartie erreicht die Höhe der Ringe mehr als $^1/_3$ des Diameters des eigentlichen Körpers, in der vorderen Partie sind sie etwas niedriger und erreichen bloß bis etwa $^1/_4$ des Körperdiameters in der Höhe.

Der Kopf kleiner als der Endring, mit vier radial angeordneten Kopfborsten. In jeder Zwischenzone zwei Nebenringe (*Nr*, Fig. 5, Taf. IX). Borsten zusammengesetzt, nur die Copulationsborsten einfach. Diese sitzen seitlich auf dem achten Ring und sind ventralwärts gerichtet. In der vorderen Körperpartie zwischen dem Kopf und den sechs bis sieben Ringen sitzen ziemlich lange, sehr feine Haare, die in Kreisen an den Nebenringen angeordnet sind. Nach hinten nimmt ihre Länge rasch ab (*Hk*, Fig. 6 u. 7, Taf. IX).

Endring (*Er*, Fig. 8, Taf. IX) schwach verlängert, walzenförmig mit kurzer, ventralwärts gerichteter Endspitze (*Esp*). Die Endborsten etwas länger als die übrigen Körperborsten.

Afterhügel liegt ventralwärts in dem 15. Ringe.

Paarige dorsale Borsten (*Db*, Fig. 4, Taf. IX) auf dem 1., 3., 5., 7., 9., 11., 13. und 16. Ringe.

Paarige ventrale Borsten auf dem 2., 4., 6., 8. (Copulationsborsten seitlich liegend, aber ventralwärts gerichtet), 12. und 15. (Afterring) Ringe.

Vorkommen. *D. minutus* ist die typische und verbreitetste Art

von allen Bicerca. Er ist in Bergen, Helgoland, St. Vaast, Neapel, Brindisi und Odessa beobachtet worden.

2) *Desmoscolex annulatus* Schepotieff (1907; Fig. 8 u. 9, Taf. VIII).

Zahl der Ringe = 17.

Diese Art wird durch sehr breite, niedrige, durchsichtige Ringe charakterisiert, die wie dunklere Querstreifen aussehen. Nur an den Längsschnitten kann man erkennen, daß sie denselben Bau haben wie die Ringe der übrigen Arten (*R*, Fig. 9, Taf. VIII).

Die Zwischenzonen (*Zz*) sind äußerst schmal. In ausgestrecktem Zustand sind sie kaum halb so breit wie die Ringe. Keine Nebenringe. Kopf klein, mit vier zusammengesetzten Kopfborsten. Die übrigen Borsten entweder zusammengesetzt oder einfach, in beiden Fällen ziemlich kurz. Endring stark gewölbt, mit sehr kleiner Endspitze (*Esp*).

Vorkommen: Neapel (selten).

3) *Desmoscolex minor* Schepotieff (1907; Fig. 13 u. 14, Taf. VIII).

Zahl der Ringe = 12.

Diese Art ist sehr klein, kaum 0,1 mm lang. Körper sehr fein, haarförmig, gerade gestreckt. Ringe sehr schmal und hoch. An ausgestreckten Exemplaren sind die Zwischenzonen etwa fünf bis siebenmal breiter als die Ringe. Keine Nebenringe.

Kopf klein, mit vier langen, zusammengesetzten Borsten. Die übrigen Borsten etwas kürzer und alle einfach.

Endring viel größer als der Kopf, mit großer Endspitze und zwei sehr langen einfachen Endborsten. Ihre Länge erreicht etwa $^1/_2$ der Gesamtlänge des Körpers.

4) *Desmoscolex adriaticus* Schepotieff (1907; Fig. 24, Taf. VIII; Fig. 1 u. 2, Taf. IX).

Zahl der Ringe = 18.

Ringe sehr schmal, bei ausgestreckten Exemplaren etwa fünf- bis siebenmal schmäler als die Zwischenzonen. Sehr deutliche Nebenringe (*Nr*, Fig. 2, Taf. IX). Auf jeder Zwischenzone kann man vier Nebenringe erkennen. Afterhügel (*Ah*) sehr hoch; nicht auf dem Ringe, sondern auf der Zwischenzone zwischen dem 16. und 17. Ringe.

Kopf (*Kf*, Fig. 1, Taf. IX) sehr groß, mit zwei einfachen Kopfborsten.

Endring sehr groß und walzenförmig (*Er*, Fig. 2, Taf. IX), etwa sechsmal breiter als die übrigen Ringe. Große Endspitze ventralwärts gerichtet. Endborsten einfach, doppelt so lang und dicker als die übrigen.

Vorkommen: Bergen (selten), Rovigno, Brindisi (häufig), Neapel.

5) *Desmoscolex lanuginosus* Panceri (1876; Fig. 6 u. 7, Taf. VIII).

Zahl der Ringe = 36.

Ringe hoch und ziemlich schmal. Kopf klein, mit vier einfachen Kopfborsten. Endring klein, mit kurzer Endspitze und kurzen Endborsten, deren Länge der der übrigen gleich ist.

Alle Borsten einfach, kurz auf der dorsalen, etwas länger auf der ventralen Körperfläche. Eine ähnliche Erscheinung tritt auch noch bei *D. chaetogaster* auf.

Vorkommen: Neapel, Ischia (häufig).

6) *Desmoscolex chaetogaster* Greeff (1869; Fig. 25—28, Taf. VIII).

Diese Art steht wegen der ihr fehlenden Querringe unter allen übrigen *Desmoscolex*-Arten ziemlich isoliert, da bloß Nebenringe vorhanden, die jedoch viel schwächer entwickelt sind als bei *D. minutus*. Bei schwacher Vergrößerung scheint die Oberfläche nur schwach gerunzelt, fast glatt. Man kann etwa 46 solcher Nebenringe erkennen.

Kopf nicht mit zwei, wie ich früher (1907) meinte, sondern mit vier zusammengesetzten Borsten. Er ist von dem übrigen Körper nicht abgesondert und unterscheidet sich von ihm außer durch die Borsten noch durch die Anwesenheit der flügelartigen Anhänge, die ziemlich groß sind (*fA*, Fig. 27, Taf. VIII).

Afterhügel median ventral in der hintersten Partie des Körpers, nahe der Endspitze (*Ah*, Fig. 26, Taf. VIII).

Am übrigen Körper kann man ferner nur die ventral gerichtete Endspitze (*Esp*) unterscheiden, die ziemlich klein ist. An der ventralen Körperfläche sind acht Paare langer stachelartiger Borsten vorhanden (*Vb*, Fig. 25 u. 26, Taf. VIII), an der dorsalen kurze und feine haarförmige Borsten (*Db*), deren Zahl zwischen acht und zehn Paaren variiert. Beiderseits von der Endspitze sitzen starke Endborsten, die denen der ventralen Körperfläche fast gleich sind (*Ebr*).

Vorkommen: Bergen, Neapel, Helgoland (selten).

b. Die Arten ohne Endborsten mit stark entwickelter Endspitze (Monocerca).

7) *Desmoscolex nematoides* Greeff (1869; Fig. 3—5, Taf. VIII; Fig. 2, 6, 8—21, Taf. X).

Zahl der Ringe = 37.

Körper stark dunkelbraun gefärbt. Ringe sehr hoch, doch stets schmäler als die Zwischenzonen bei ausgestreckten Exemplaren.

Kopf mit vier einfachen Kopfborsten (nicht ohne solche, wie ich und Greeff früher meinten).

Endring (Fig. 4, Taf. VIII) etwas verlängert, ohne scharfe Grenze in eine lange Endspitze übergehend, deren Länge etwa dreimal größer ist als die Breite der Ringe.

Jeder Ring trägt Borsten, die, überall einfach, unregelmäßig zerstreut sind. Neben den paarigen dorsalen oder ventralen Borsten kann man noch unpaarige seitliche, ventrale und dorsale erkennen. Alle Borsten sind ziemlich lang.

Vorkommen: Diese Art ist die verbreitetste von allen Monocerca. Ihre Größe ist etwas geringer als die von *D. minutus*. Sie ist in Neapel, Helgoland und Bergen (sehr häufig) beobachtet worden.

8) *Desmoscolex medius* Reinhard (1881; Fig. 32 u. 33, Taf. VIII).

Zahl der Ringe = 34.

Diese Art ähnelt bei flüchtiger Betrachtung sehr dem *D. nematoides*, ist jedoch viel kleiner.

Kopf sehr klein, mit vier einfachen Kopfborsten. Endring klein, mit kleiner Endspitze. Alle Borsten einfach und ziemlich kurz. Ringe ziemlich schmal.

Vorkommen: Neapel, Odessa (nicht selten).

9) *Desmoscolex elongatus* Panceri (1876; Fig. 15 u. 16, Taf. VIII).

Zahl der Ringe = 38.

Diese Art ist der äußeren Körperform nach dem *D. nematoides* ähnlich. Die Ringe sind schmal und hoch, die Zwischenzonen in ausgestrecktem Zustand mäßig breit. Keine Nebenringe.

Kopf klein, mit vier kurzen einfachen Kopfborsten, alle einfach und lang. Endring groß, mit langer Endspitze.

Vorkommen: Neapel, Ischia (häufig).

10) *Desmoscolex maximus* Schepotieff (1907; Fig. 20, Taf. VIII; Fig. 1, Taf. X).

Zahl der Ringe = 39.

Diese Art wird durch ihre bedeutenden Dimensionen charakterisiert; das Weibchen erreicht bis 1 mm Länge, so daß es leicht mit bloßem Auge erkannt werden kann. Die allgemeine Körperform ähnelt der des *D. nematoides*.

Ringe sind breit und hoch. Die Zwischenzonen der mittleren Körperpartie sind bei den Exemplaren in stark ausgestrecktem Zustand viel breiter als die Ringe. Keine Nebenringe. Kopf klein, mit dorsoventral abgeplattetem Rostrum. Mundöffnung spaltförmig. Zwei einfache Kopfborsten. Endring klein, mit langer Endspitze. Sämtliche Borsten einfach, ziemlich kurz.

Vorkommen: Neapel (nur zwischen Algen, selten).

Digitized by Google

11) *Desmoscolex Greeffii* Reinhard (1881; Fig. 21—23, Taf. VIII).

Zahl der Ringe = 43.

Die Ringe sind schmal und niedrig. Bei ausgestreckten Tieren sind alle Zwischenzonen breiter als die Ringe. Die allgemeine Körperform ähnelt der des *D. nematoides*.

Kopf ziemlich klein, mit vier einfachen Kopfborsten. Endring klein, mit kurzer Endspitze. Alle Borsten ziemlich kurz und einfach.

Vorkommen: Neapel, Odessa (selten).

12) *Desmoscolex bergensis* Schepotieff (1907; Fig. 29—31, Taf. VIII).

Zahl der Ringe = 56.

Körper sehr schmal und lang, bei schwacher Vergrößerung wie ein feines Haar aussehend, gewöhnlich schwach ventralwärts gebogen.

Die Ringe sind ziemlich hoch und sehr schmal; die Zwischenzonen sind bei ausgestreckten Exemplaren viel breiter als die Ringe. Kopf sehr klein, mit vier langen, einfachen Kopfborsten. Rostrum dorsoventral abgeplattet; Mundöffnung spaltförmig.

Der Afterhügel liegt wie bei *D. adriaticus* in einer Zwischenzone zwischen dem 45. und dem 46. Ringe. Er ist sehr hoch, stark gewölbt und verursacht eine Verschiebung der nebenbei liegenden Ringe. Endring sehr klein, mit kleiner, kurzer Endspitze.

Vorkommen: Bergen (sehr selten).

13) *Desmoscolex norvegicus* Schepotieff (1907; Fig. 10–12, Taf. VIII).

Zahl der Ringe = 62.

Körper sehr breit, in der vorderen Partie etwas gewölbt.

Ringe schmal und niedrig, die Zwischenzonen ebenfalls, oft noch schmäler als die Ringe. Kopf mit zwei einfachen, sehr feinen Kopfborsten und dorsoventral abgeplattetem Rostrum. Im Vergleich mit dem übrigen Körper ist der Kopf äußerst klein. Endring klein, mit einer sehr langen, für diese Art charakteristischen Endspitze. Bei einigen Exemplaren erreicht die Länge desselben die Breite der hintersten zwölf Ringe und Zwischenzonen zusammen. Zahlreiche dorsale, ventrale und seitliche paarige und unpaarige einfache Borsten.

Vorkommen: Bergen (sehr häufig).

14) *Desmoscolex adelphus* Greeff (1869; Fig. 17—19, Taf. VIII).

Zahl der Ringe = 72.

Der allgemeinen Körperform nach dem *D. nematoides* ähnlich. Ringe hoch und schmal. Kopf klein, mit zwei einfachen Kopfborsten. Endring klein, mit gut entwickelter Endspitze. Borsten alle einfach und kurz, unregelmäßig zerstreut.

Vorkommen: Bergen, Nordsee (häufig).

Digitized by Google

15) *Desmoscolex profundus* Schepotieff (1907; Fig. 34—37, Taf. VIII).

Zahl der Ringe = 68.

Körper spindelförmig, durch sehr schwach entwickelte Querringelung charakterisiert. Bei schwacher Vergrößerung ähneln die Querringe den Nebenringen des *D. minutus* und können nur an Längsschnitten gut beobachtet werden (*R*, Fig. 37, Taf. VIII).

Seinem allgemeinen Aussehen nach erinnert *D. profundus* sehr an *D. chaetogaster*.

Kopf sehr klein und kurz, mit zwei kurzen einfachen und langen Kopfborsten. Endring groß und walzenförmig gewölbt, mit kurzer Endspitze. Alle Borsten einfach und kurz.

Vorkommen: Bergen (in großer Zahl von Exemplaren nur einmal in der tiefsten von mir gemachten Dredgung — bis 400 m — gefunden).

Die erwähnten Angaben Vanhöffens (1905) beschränken sich bloß auf eine Feststellung des Vorhandenseins von *Desmoscolex* an folgenden Stellen:

1) »Gauß« Winterstation. Tiefe 365 m.

2) Treibeiszone neben Kaiser-Wilhelms-II.-Land. Tiefe etwa 3000 m.

3) St. Helena I. Tiefe 45 m.

Nach der äußeren Körperform kann man sämtliche Arten von *Desmoscolex* in folgende Gruppen zerlegen:

a. Formen mit wenigen und sehr scharf entwickelten und hohen Querringen: *D. minutus*, *D. adriaticus*, *D. minor*.

b. Formen mit zahlreichen gut entwickelten Querringen und deutlichen Zwischenzonen: *D. nematoides*, *D. lanuginosus*, *D. medius*, *D. elongatus*, *D. maximus*, *D. Greeffii*, *D. bergensis*, *D. adelphus*, auch *D. norvegicus*.

c. Formen mit schwach entwickelten Querringen: *D. annulatus*.

d. Formen mit undeutlichen Querringen: *D. profundus*.

e. Letzterwähnte Art bildet den Übergang von den fein geringelten zum *D. chaetogaster*, der gar keine Querringe besitzt und als Vertreter einer besonderen Untergattung betrachtet werden darf.

Die Konservierung der Desmoscoleciden ist sehr schwierig, da die Cuticula für Reagenzien fast undurchdringlich ist. Die Einbettung der Tiere in toto in Paraffin ist daher auch ganz unmöglich. Von zahlreichen angewendeten Fixierungsflüssigkeiten gab heiße Sublimatlösung

Digitized by Google

(35° C) im Seewasser oder in 70°igem Alkohol die besten Resultate; gut wirkten auch GILSONsche oder PERENYIsche Flüssigkeit. Bei der weiteren Behandlung müssen die Tiere unbedingt zuerst zerschnitten werden, entweder schon in der Konservierungsflüssigkeit oder später im Alkohol. Ihre Kleinheit erschwert die Einbettung außerordentlich.

Alle folgenden Angaben über den inneren Bau gründen sich auf das Studium von zwei Arten — *D. minutus* und *D. nematoides* —, die die häufigsten sind. Aus denselben Gründen konnte ich viele Eigentümlichkeiten ihrer Organisation, besonders hinsichtlich der Muskulatur und des Nervensystems, nicht erkennen.

Obwohl die Cuticula in den Zwischenzonen durchsichtig ist, ergibt das Studium der Totalpräparate doch nicht viel mehr, als was GREEFF (1869) seinerzeit festgestellt hat.

IV. Körperwand und Muskulatur.

Die Körperwand besteht, abgesehen von den Querringen, aus der Cuticula, der Hypodermis und der Längsmuskelschicht.

Die verhältnismäßig dicke Cuticula (*Cut*, Fig. 9 u. 13, Taf. IX; Fig. 11, Taf. X) besitzt an allen Körperstellen (abgesehen vom Kopf) gleiche Dicke und erscheint auf den Schnitten als eine dünne, sich homogen färbende Schicht. Die äußere feine Ringelung der Cuticula (Nebenringe und ähnliche Gebilde) ist durch ihre ganze Dicke zu verfolgen.

Die flügelartigen Anhänge des Kopfes sind hohle Gebilde, wie auf den Schnitten leicht zu erkennen ist (*fA*, Fig. 12 u. 13, Taf. IX). Ihr innerer Hohlraum ist oval, seitlich plattgedrückt (*iR*) und öffnet sich mit einem nach hinten gerichteten quergestellten Schlitz nach außen. Im Innern des Hohlraumes liegt ein kurzer Vorsprung der Cuticula (*Cut*, Fig. 12). Die geringen Dimensionen der Tiere erlauben nicht die eventuellen Beziehungen dieses Vorsprunges zu den inneren Organen zu erkennen.

Die Hypodermis ist ziemlich stark entwickelt (*Epz*, Fig. 18, Taf. IX; Fig. 11, Taf. X). Zellgrenzen sind nirgends zu erkennen, sondern nur kleine Kerne in einem netzartigen Protoplasma. Der Kopf sowie die vorderste Region des Körpers sind vollständig von Hypodermisgewebe erfüllt. In der Region der mittleren und hinteren Partie des Oesophagus (bei *D. minutus* zwischen dem zweiten und siebenten Querring) ist die Hypodermisschicht entweder äußerst dünn oder gar nicht entwickelt. In dieser Gegend sind die Längslinien deutlich erkennbar,

Die Seitenlinien (*Sl*, Fig. 16, Taf. IX; Fig. 17, Taf. X) sind

ziemlich breit und bestehen aus einer Protoplasmamasse mit mehreren Kernen, die quer durch die ganze Breite der Leibeshöhle bis zur Oberfläche des Oesophagus oder des Nervenringes sich erstreckt.

Die Rückenlinie (*Rl*, Fig. 16 u. 20, Taf. IX; Fig. 9, Taf. X) besteht aus einem Protoplasmastreifen, der den Seitenlinien ähnelt; sie ist nur etwas schmäler.

Die Bauchlinie (*Bl*, Fig. 14, Taf. IX) ist äußerst schmal und nur eine kurze Strecke in der vorderen Körperregion erkennbar.

Die Submedianlinien (*Sbl*, *Sbl'*, Fig. 16, Taf. IX) sind bei besonders günstigen Exemplaren nur in der Höhe des Nervenringes erkennbar.

Eine Leibeshöhle kann man nur in der vorderen Körperregion etwa von den ersten Querringen bis zur Höhe des Magens (*Lh*, Fig. 15 u. 16, Taf. IX; Fig. 3 u. 17, Taf. X) nachweisen. Hinter der Körpermitte drängen in die Leibeshöhle zahlreiche protoplasmatische Fortsätze der Hypodermis hinein, so daß in der Höhe der Genitalorgane alle Zwischenräume zwischen den inneren Organen durch netzartige Protoplasmamasse mit vielen kleineren Kernen erfüllt sind. Zwischen den plasmatischen Netzbahnen finden sich freie Lückenräume als Teile der Leibeshöhle (*Lh*, Fig. 13, Taf. X). Hier sind die Körperlinien nicht mehr wahrzunehmen. In der hinteren Körperregion sind alle Räume zwischen den Organen und der äußeren Cuticula fast vollständig durch eine kontinuierliche Protoplasmamasse erfüllt, welche man als Körperparenchym (*Par*, Fig. 18, 20 u. 21, Taf. X) bezeichnen kann.

Die Längsmuskulatur (*Mf*, Fig. 14—16, Taf. IX; Fig. 3, 4 u. 6, Taf. X) besteht aus zahlreichen schmalen Muskelzellen, deren Zahl bis etwa 30 steigt. Die einzelnen Zellen sind schmale, stark abgeplattete Fasern, welche durch schmale Zwischenzonen getrennt sind, in denen oft die Epithelzellen liegen. Eine sarcoplasmatische Substanz der Muskelzellen läßt sich von den Plasmafädchen der Hypodermiszellen nicht unterscheiden. Wegen der Kleinheit der Zellen gelang es mir niemals, Kerne aufzufinden. Da, wo Längslinien ausgebildet sind, ist die Muskelschicht regelmäßig in vier (Fig. 15, Taf. IX) oder acht (Fig. 16) Längsfelder gesondert. Hier fehlen auch gewöhnlich die sonst zwischen ihnen sich eindrängenden Hypodermiszellen. An den übrigen Körperstellen ist die Anordnung der Muskelfasern etwas unregelmäßiger.

Die erwähnten Borstenmuskeln sind seitliche Ausläufer der Längsmuskelfasern.

Digitized by Google

V. Der Darmkanal.

Die kreis- oder spaltförmige Mundöffnung ist von mehreren kleinen dreieckigen Cuticularzähnchen umgeben (*M*, Fig. 10, Taf. IX), deren Zahl sich nicht genau feststellen ließ. Sie führt in eine sehr enge dreieckige Mundhöhle (*Mh*, Fig. 12 u. 13, Taf. IX), die mit starker Cuticularauskleidung versehen ist. Von ersterer gehen nach vorn drei radiäre Muskelfasern, die sich an der Kopfcuticula direkt anheften (*Mf'*, Fig. 12, Taf. IX). Die drei Wände der Mundhöhle sind in das Innere zahnartig etwas verdickt. Die Mundhöhle führt in den sich hinten etwas erweiternden Oesophagus (*Oe*, der Fig.[1]). Die vordere Region des Oesophagus umzieht der Nervenring; beiderseits von seiner hinteren Region liegen die Excretionsorgane.

Im Querschnitt erscheint der Oesophagus dreilappig (*Oe*, Fig. 17 bis 22, Taf. IX). Jeder Lappen ist stark angeschwollen und mit den benachbarten durch eine sehr dünne Wandstelle verbunden. Die Lappen bestehen aus radiär gerichteten Muskelfibrillen und plasmatisch-körniger Grundsubstanz, in welcher an einigen Stellen besonders stark gefärbte Massen liegen. Letztere sind größer als die Kerne der Oesophaguszellen und stellen wahrscheinlich Oesophagealdrüsen dar (*Oed*, Fig. 20—22, Taf. IX). In jedem Lappen liegt eine solche Drüse. Eine innere, äußerst dünne Cuticularauskleidung des Oesophagus ist oft zu sehen. Der Oesophagus ist durch eine tiefe Einschnürung von dem Darm abgesetzt. Die vordere Region des letzteren streckt sich teilweise nach vorn und umfaßt den hintersten Teil des Schlundes (*Mg* und *Oe*, Fig. 3, 4, Taf. X).

Der eigentliche Darm besteht aus zwei Partien: einer vorderen, weiteren, die ich als Magen bezeichne (*Mg*, Fig. 3—5, Taf. X) und einer hinteren, die sich allmählich verschmälert (*D*, Fig. 7—17, Taf. X).

Der Magen besitzt ein weites, kreisförmiges Lumen, ist drehrund und in seiner ganzen Länge fast gleich dick. Das Lumen des hinteren Darmes ist dagegen viel enger und spaltartig, besonders da, wo der Darm durch die Genitalien zusammengepreßt wird.

An gut erhaltenen Exemplaren kann man feststellen, daß die Darmwand aus sehr großen, polyedrischen Zellen mit blasigen Kernen und sehr deutlichen Zellgrenzen besteht (*Dz*, Fig. 7—10, Taf. X). Ihr Protoplasma ist schwach färbbar und feinnetzig. Solch klare Bilder

[1] *Oe*, Fig. 14—22 u. 25, Taf. IX; Fig. 1, 3 u. 4, Taf. X.

sind jedoch selten. Meist fanden sich in dem Protoplasma der Darmzellen zahlreiche hellbraune Körner, wodurch der Darm ein dunkel gelbbraunes Aussehen erhält (*bK*, Fig. 4 u. 5, Taf. X). In der mittleren und hinteren Darmregion sind diese Körner so massenhaft, daß sie das Protoplasma der Darmzellen fast vollständig verdrängen (*D* und *bK*, Fig. 12—14, Taf. X). Der Darmkanal erscheint bei solchen Tieren oft als ein Aggregat von Körnern, zwischen welchen eine dunkle Schicht von Protoplasma mit unregelmäßig zerstreuten Kernen liegt. Bei geschlechtsreifen Tieren tritt oft eine sehr starke Abplattung des Darmkanals auf (*D*, Fig. 10, Taf. X).

Vor dem After verschmälert sich der Darm zu einem engen Rohr, das keine scharfe Grenze gegen den übrigen Darm zeigt.

Den After (*A*, Fig. 17, Taf. X) kann man nur bei den Männchen gut erkennen. Er erscheint als eine kleine kreisförmige Öffnung an der Spitze des Afterhügels. Letzterer ist ein rohrförmiger Vorsprung der Cuticula.

VI. Das Nervensystem.

Das Centralnervensystem besteht aus einem breiten Ring, der die vordere Region des Oesophagus umzieht. Bei *D. minutus* liegt dieser Ring in der Höhe des dritten Querringes und erstreckt sich noch etwas nach vorn längs der Dorsalwand des Oesophagus (*Nrg*, Fig. 15, 16 u. 25, Taf. IX). Auf Querschnitten erscheint der Nervenring als eine kontinuierliche, grobkörnige Protoplasmamasse, in welcher zahlreiche blasige Ganglienzellkerne (*K*) eingebettet sind. Zellgrenzen sowie Nervenfasern sind in der vorderen Ringpartie nicht erkennbar. In der ventral vom Oesophagus liegenden hinteren Partie des Nervenringes finden sich dicht nebeneinander große Zellen (*gz*, Fig. 16, Taf. IX) mit oft sehr deutlich erkennbaren Grenzen und großen Kernen. Ob diese Zellen als nervös betrachtet werden dürfen, ist nach ihrem Aussehen etwas fraglich. Das Protoplasma des Nervenringes färbt sich bedeutend stärker als das der umgebenden Epithelzellen, was den Nervenring leicht unterscheidbar macht.

Von der hinteren dorsalen Partie des Nervenringes entspringt eine Schicht von Nervengewebe in der Rückenlinie (*Rl*, Fig. 16 u. 25, Taf. IX) und bildet kopfwärts einen mäßigen Fortsatz. In dieser Masse bemerkt man zwei stärker lichtbrechende Körperchen mit je einem dunkel gefärbten Körnchen. Möglicherweise liegt hier ein Sinnesorgan vor (Augen?, *Sn*, Fig. 15, Taf. IX).

Peripherische Nervenstränge konnte ich nicht erkennen, nur in

Digitized by Google

einigen Fällen waren unterhalb des Nervenringes einige Nervenfasern nachweisbar, die als eine ventrale, mediane, sich stark färbende Masse zwischen der Hypodermis erscheinen (Ventralnerv?).

VII. Das Excretionssystem.

Das Excretionssystem besteht aus einer Schwanzdrüse (*Sdr*, Fig. 21, Taf. X) und aus einem Paar besonderer Drüsen, die in der vorderen Körperregion liegen (Fig. 24, Taf. IX).

Schon an Totalpräparaten kann man manchmal jederseits von der mittleren und hinteren Oesophagusregion je einen ovalen, stark lichtbrechenden, dunklen Körper bemerken (*dKp*, Fig. 3 u. 20, Taf. VIII), den Greeff (1869) als Augenfleck beschrieben hat. Wie aus Schnitten hervorgeht (Fig. 18—22, Taf. IX; Fig 1 u. 2, Taf. X), besteht das Excretionssystem der vorderen Körperregion aus zwei ovalen Drüsen (*Ex*) mit inneren dunklen Einschlüssen (*dKp*) und aus einem Excretionskanal (*Ek*). Bei den *D. nematoides* setzen sich die Drüsen weit nach hinten als schmale rohrförmige Stränge fort, die in den Seitenlinien liegen (*Ex*, Fig. 7—10, Taf. X). Zwischen beiden Drüsen liegt noch ein besonderer Dorsalkörper (*Dk*, Fig. 19—21, Taf. IX).

Die Drüsen liegen bei *D. minutus* zwischen dem vierten und siebenten Querring. Bei *D. nematoides* sind sie etwas nach hinten verschoben, bis zur Höhe des Magens. Jede Drüse (*Ex*, Fig. 18—22 u. 25, Taf. IX; Fig. 1 u. 2, Taf. X) besteht aus einem Komplex (etwa vier bis fünf) Zellen, deren Protoplasma von lichtbrechenden Körnchen dicht erfüllt ist. Die blasigen Kerne sind groß (*K*, Fig. 18—20, Taf. IX). Die erwähnten dunkleren Körper in den Drüsen (*dKp*) sind wahrscheinlich Aggregate der feinen Körnchen. Fast in allen von mir untersuchten Desmoscoleciden fand ich, abgesehen von vielen kleineren Einschlüssen, in jeder Drüse noch je einen sehr großen dunklen Körper (*dKp*, Fig. 18, Taf. IX; Fig. 1, Taf. X). Er liegt entweder in der vordersten Drüsenregion oder mehr in der Mitte. Diese großen Körper sind von dem Protoplasma der Drüsen durch eine helle vacuolenartige Zwischenzone getrennt. Sie sind gelblich oder grünlich und auch auf Totalpräparaten leicht erkennbar.

Bei *D. nematoides* und bei *D. maximus* (den einzigen weiteren Arten, die in dieser Hinsicht noch von mir untersucht wurden) sind die Excretionsdrüsen nach hinten verschmälert. Diese hintere Fortsetzung unterscheidet sich von der übrigen Drüsenpartie durch stärkere Färbbarkeit (*Ex*, Fig. 7—10, Taf. X), so daß einzelne Körnchen hier

nicht erkennbar sind. Auch hier fehlen die dunkleren Körper der vorderen Partie nicht.

Der Ausführungskanal jeder Drüse (*Ek*, Fig. 21, 22 u. 25, Taf. IX; Fig. 2, Taf. X) wird von einer stark färbbaren und grobkörnigen, scharf begrenzten Protoplasmamasse gebildet. Die beiden Kanäle vereinigen sich und öffnen sich durch einen median liegenden Excretionsporus (*Exp*, Fig. 2, Taf. X). Ein inneres Lumen der Kanäle war nicht erkennbar. Auf Fig. 22, Taf. IX findet sich an einer Stelle des Kanals eine ovale, dunklere Masse, die ich als Kern betrachte (*K*).

Ganz unklar blieb mir die Bedeutung des erwähnten Dorsalkörpers (*Dk*, Fig. 19—21, Taf. IX). Er bildet eine schmale kernhaltige Längsmasse, die dicht der Dorsalwand des Oesophagus anliegt und die sich stets stärker färbt, als die Excretionsdrüsen. Bei *D. minutus* liegt der Dorsalkörper zwischen dem vierten und siebenten Querring.

Schematisch habe ich das rechte Excretionssystem von *D. minutus* auf Fig. 25, Taf. IX dargestellt.

Die unpaarige einzellige Schwanzdrüse (*Sdr*, Fig. 16—21, Taf. X) bildet eine dunkle körnige Masse, die nach vorn manchmal bis etwa vor den After sich erstreckt (Fig. 16). Hier liegt sie dorsalwärts vom Darm (Fig. 20 u. 21). Caudalwärts verschmälert sie sich kontinuierlich zu einem sehr schmalen Strang (*Sdr* Fig. 18 u. 19), der terminal an der Endspitze endet. Der große Kern der Drüse liegt im vorderen Drittel. Der Drüseninhalt färbt sich sehr intensiv.

VIII. Die Geschlechtsorgane.

Die Desmoscoleciden sind getrenntgeschlechtlich, und ihre Geschlechtsorgane ähneln denen der Nematoden.

a. Die männlichen Geschlechtsorgane (Fig. 24, Taf. IX) sind ein einfacher Schlauch, dessen Vorderende nach hinten umgebogen ist (*Hd*). In den hinteren Teil des Schlauches münden ein Paar seitlicher Anhangsdrüsen (*Adr*). In dieser Beziehung ähneln die männlichen Geschlechtsorgane der Desmoscoleciden denen von *Pelodera* oder *Heterakis*.

Der Schlauch selbst besteht aus zwei Teilen: einem vorderen, den Hoden (*Hd*, *Hd'*) und einem hinteren, dem Vas deferens (*Vd*). Der Hoden (*Hd*, Fig. 24, Taf. IX; Fig. 6, 12—15, Taf. X) ist mit einer dünnen Membran überzogen und liegt ventral oder seitlich vom Darm. Die vordere Hodenregion enthält ein kontinuierliches, stark färbbares Protoplasma mit zahlreichen großen Kernen (*Hd*, Fig. 12 u. 13, Taf. X). In der mittleren und hinteren Hodenschlauchregion treten deutliche

Digitized by Google

Zellgrenzen auf (*Hd*, Fig. 24, Taf. IX). Auf Querschnitten (*Hd*, Fig. 6, Taf. X) kann man bis etwa zehn ziemlich große, dicht nebeneinander liegende Zellen erkennen. In der hinteren Region sind schon ovale Spermatozoen erkennbar (*Hd*, Fig. 20 u. 21, Taf. X). Ein innerer Hohlraum des Hodens ist auf den Schnitten nicht sichtbar.

Das Vas deferens (*Vd*, Fig. 24, Taf. IX; Fig. 16, Taf. X) ist ein breites Rohr, dessen dünne Wand aus einer protoplasmatischen Schicht besteht, in der einige kleine Kerne liegen. Einen abgesonderten Ductus ejaculatorius konnte ich nicht finden.

Die beiden Anhangsdrüsen (*Adr*, Fig. 24, Taf. IX; Adr^1 u. Adr^2, Fig. 13—16, Taf. X) stellen große, lange, seitliche Schläuche dar, die neben der hinteren Partie des Hodens und dem Vas deferens liegen. Vorn sind sie angeschwollen, nach hinten gehen sie in schmale Stränge über, die sich an die mittlere Partie des Vas deferens anheften. Diese Drüsen sind an dem grobnetzigen Bau ihres Inhaltes leicht erkennbar. Große blasige Kerne (*K*, Fig. 14, Taf. X) mit deutlichen Nucleolen sind in Mehrzahl (drei bis vier) vorhanden.

Der Begattungsapparat besteht aus zwei Spicula (*Sp*, Fig. 15 bis 17, 20 u. 21, Taf. X, sowie Fig. 24, Taf. IX), nebst entsprechenden accessorischen Stücken. Jedes Spiculum ist ein solides, stark gebogenes Stäbchen, dessen Vorderende schwach verdickt ist (*Sp*, Fig. 15, Taf. X). Die dünnen Spiculascheiden sind leicht erkennbar. Die accessorischen Stücke sind kleine längliche Gebilde, die der hinteren Partie der Spicula dicht anliegen. Es ist mir nicht gelungen, sie zu isolieren und ihre genaue Zahl und Form festzustellen.

Von der Muskulatur des Begattungsapparates konnte ich nur zwei Paare feine Muskelstränge erkennen: je einen vorziehenden (Protractor) und einen zurückziehenden (Retractor) Muskelstrang der Spicula.

Jeder Retractor (*Ret*, Fig. 14 u. 15, Taf. X; Fig. 24, Taf. IX) entspringt etwas seitlich an der dorsalen Körperwand und befestigt sich am Vorderende des Spiculum.

Die Protractoren (*Protr*, Fig. 18, Taf. X; Fig. 24, Taf. IX), die aus je zwei Schichten bestehen, umfassen die mittlere Region der Spiculascheiden und heften sich an die Dorsalfläche des hintersten Schwanzteiles (bei *D. minutus* in der Höhe des Endringes).

b. Die weiblichen Geschlechtsorgane (Fig. 23, Taf. IX) bestehen aus zwei Schläuchen, von welchen der vordere kürzer ist als der hintere. An jedem Schlauch kann man eine distale Partie (Uterus, *Ut*) und eine proximale, das Ovarium (*Ov*), unterscheiden. Das Ovarium

des vorderen Schlauches (*Ov*[1]) endet abgerundet, das des hinteren (*Ov*[2]) ist nach vorn umgeschlagen. Die kurze gemeinschaftliche Vagina führt zu dem engen Genitalporus (*Gp* und *Vg*, Fig. 10, Taf. X), den ich nur auf Schnitten erkennen konnte. Er liegt ventral in der Mitte des Körpers (bei *D. minutus* in dem zehnten Querringe).

Die Wand der Uteri (*Ut*, Fig. 10, Taf. X) besteht aus Epithelialzellen mit deutlichen Grenzen und kleinen ovalen Kernen. Eine besondere Muskulatur konnte ich nicht wahrnehmen. Die Ovarien enthalten eine protoplasmatische Masse (*Ov*, Fig. 7, Taf. X) mit zahlreichen Kernen, in den Uteri finden sich große unbeschalte Eier (*Ov*, Fig. 9 u. 10). Die bei den Weibchen in der Gegend der Geschlechtsöffnung äußerlich angehefteten Eier (*E*, Fig. 2, Taf. VIII) besitzen eine sehr dicke, bräunliche Schale.

IX. Verwandtschaft.

Wie aus obiger Beschreibung hervorgeht, gehören die Desmoscoleciden zweifellos zu den freilebenden Nematoden. Als Haupteigentümlichkeiten ihrer inneren Organisation kann man bezeichnen: den Bau der Excretionsorgane, das Vorhandensein von zwei Spiculae und eines Paares Anhangsdrüsen beim Männchen, schwache Entwicklung der Körperlinien und starke der Hypodermis, sowie die Erfüllung der Leibeshöhle durch Parenchym.

Ihrer äußeren Form nach unterscheiden sie sich scharf von allen übrigen Nematodenfamilien wegen der kräftigen Ausbildung der Querringe, die merkwürdigerweise nicht cuticuläre Verdickungen sind, wie das bei den meisten Nematoden der Fall ist, sondern von der Cuticula unabhängige, aus fremden Körpern bestehende Gebilde. Ihre Bildung hängt zusammen mit andern, die Desmoscoleciden charakterisierenden Merkmalen — mit den freibeweglichen Borsten, die als Bewegungsorgane funktionieren. Diese Auszeichnungen geben den Desmoscoleciden zwischen den übrigen bis jetzt bekannten freilebenden Nematoden eine ziemlich isolierte Stellung. Nur eine einzige Gattung, nämlich die bis jetzt nur sehr selten betrachtete *Trichoderma* (Greeff, 1869; Schepotieff, 1907) ähnelt in ihrem äußeren Aussehen den Desmoscoleciden, besonders dem *D. chaetogaster*. Sie besitzt einen mit flügelartigen Anhängen und Rostrum versehenen Kopf und eine Endspitze; statt Borsten und Querringen aber trägt sie zahlreiche, in Ringen (bis 75) angeordnete, nach hinten gerichtete Haare. Eine gewisse Ähnlichkeit mit den Borsten der Desmoscoleciden haben auch die freibeweglichen zusammengesetzten ventralen Borsten der Chaetosomatiden.

Digitized by

Die Familie der Desmoscoleciden muß also, neben *Trichoderma*, eine besondere Stellung unter den jetzt bekannten Nematoden erhalten.

St. Petersburg, im August 1907.

Literatur.

1863. E. Claparède, Beobachtungen über Anatomie und Entwicklungsgeschichte der wirbellosen Tiere usw. Leipzig.

1869. R. Greeff, Untersuchungen über einige merkwürdige Tiergruppen des Arthropoden- und Wurmtypus. Arch. f. Naturg. Bd. XXXV.

1865. E. Metschnikoff, Über einige wenig bekannte niedere Tierformen. Diese Zeitschr. Bd. XV.

1870. — Bemerkungen über Echinoderes. Bull. Acad. Imp. Sc. St. Pétersbourg.

1876. P. Panceri, Osservazioni intorno a nuovi forme di vermi nematodi marini. Atti d. Accad. sc. fis. e mat. Napoli. Vol. VII.

1881. W. Reinhard, Über Echinoderes und Desmoscolex der Umgegend von Odessa. Zool. Anz. Bd. XXXI.

1907. A. Schepotieff, Zur Systematik der Nematoideen. Zool. Anz. Bd. XXXI.

1905. J. Vanhöffen, Einige zoogeographische Ergebnisse der deutschen Südpolar-Expedition. Verh. deutsch. Geographentages in Danzig.

Erklärung der Abbildungen.

Allgemeine Bezeichnungen:

A, After;
Adr[1], *Adr*[2], Anhangsdrüsen der Hoden;
Ah, Afterhügel;
B, Borste;
bK, braune Körner der Darmzellen;
Bl, Bauchlinie;
Bt, Borstentasche;
Copb, Copulationsborsten;
Cut, Cuticula;
D, Darmkanal;
Db, Dorsalborste;
dKp, dunklere Körper der Excretionsdrüsen;
Dz, Darmzellen;
E, Ei;
Ebr, Endborste;
Egb, Endglied der Borste;
Ek, Excretionskanal;
Epz, Hypodermiszellen;
Er, Endring;
Esp, Endspitze;
Ex, Excretionsdrüse;
Exp, Excretionsporus;
fA, flügelartiger Anhang;
Gp, Genitalporus;
Gz, Ganglienzellen;
Hd, Hoden;
Hk, Haarkreise;
iR, innerer Raum;
K, Kern;
Kb, Kopfborste;
Kf, Kopf;
Lh, Leibeshöhle;
M, Mundöffnung;

Mf, Muskelfibrillen;
Mg, Magen;
Mh, Mundhöhle;
Nr, Nebenring;
Oe, Oesophagus;
Oed, Oesophagusdrüse;
Ov, Ovarium;
Par, Parenchym;
Protr, M. protractor spiculae;
R, Querring;
Ret, M. retractor spiculae;
Rl, Rückenlinie;
Rs, Rostrum;
Sb, Seitenborste;
Sbl, Submedianlinie;
Sdr, Schwanzdrüse;
Sl, Seitenlinie;
Ut, Uterus;
Vb, Ventralborste;
Vd, Vas deferens;
Vg, Vagina;
Zz, Zwischenzone.

Tafel VIII.

Alle Figuren der ganzen Tiere sind bei Vergr. 305 dargestellt.

Fig. 1. *Desmoscolex minutus*. Männchen von der rechten Körperseite.
Fig. 2. *D. minutus*. Weibchen von der rechten Körperseite.
Fig. 3. *D. nematoides*. Dorsalansicht.
Fig. 4. Hinterende von *D. nematoides*. Vergr. 580.
Fig. 5. Randpartie von *D. nematoides*. Vergr. 915.
Fig. 6. *D. lanuginosus* von der linken Körperseite.
Fig. 7. Hinterende von *D. lanuginosus*. Vergr. 580.
Fig. 8. *D. annulatus*. Männchen von der linken Körperseite.
Fig. 9. Randpartie der mittleren Körperpartie von *D. annulatus*. Vergr. 580.
Fig. 10. *D. norvegicus* von der Dorsalseite.
Fig. 11. Kopf von *D. norvegicus* von der rechten Körperseite. Vergr. 610.
Fig. 12. Hinterende von *D. norvegicus*. Vergr. 610.
Fig. 13. *D. minor*. Dorsalansicht.
Fig. 14. Hinterende von *D. minor*. Dorsalansicht. Vergr. 610.
Fig. 15. *D. elongatus* von der rechten Körperseite.
Fig. 16. Kopf von *D. elongatus* von der rechten Körperseite. Vergr. 580.
Fig. 17. *D. adelphus*.
Fig. 18. Kopf von *D. adelphus*. Seitenansicht. Vergr. 580.
Fig. 19. Hinterende von *D. adelphus*. Vergr. 580.
Fig. 20. *D. maximus* von der rechten Körperseite.
Fig. 21. *D. Greeffii*. Dorsalansicht.
Fig. 22. Kopf von *D. Greeffii*. Dorsalansicht. Vergr. 580.
Fig. 23. Hinterende von *D. Greeffii*. Vergr. 610.
Fig. 24. *D. adriaticus* von der linken Körperseite.
Fig. 25. *D. chaetogaster*. Weibchen von der linken Körperseite.
Fig. 26. Hinterende des Männchens von *D. chaetogaster* von der linken Körperseite.
Fig. 27. Kopf von *D. chaetogaster*. Dorsalansicht. Vergr. 610.
Fig. 28. Hinterende von *D. chaetogaster*. Dorsalansicht. Vergr. 610.
Fig. 29. *D. bergensis*.
Fig. 30. Vorderende von *D. bergensis*. Seitenansicht. Vergr. 610.
Fig. 31. Hinterende von *D. bergensis* von der rechten Körperseite. Vergr. 610.
Fig. 32. D. *medius*. Seitenansicht.

Fig. 33. Kopf von *D. medius.* Dorsalansicht. Vergr. 580.
Fig. 34. *D. profundus.*
Fig. 35. Vorderende von *D. profundus.* Vergr. 580.
Fig. 36. Hinterende von *D. profundus.* Vergr. 610.
Fig. 37. Randpartie des Körpers von *D. profundus.* Vergr. 776.

Tafel IX.

Fig. 1. Vorderende von *D. adriaticus.* Vergr. 610.
Fig. 2. Hinterende von *D. adriaticus.* Vergr. 610.

Fig. 3—25. *D. minutus.*

Fig. 3. Schema der Borstenanlage der vorderen Körperpartie. Dorsalansicht.

Fig. 4. Schema der Lage der Dorsalborsten.

Fig. 5. Ansicht einer Körperpartie mit stark entwickelten Querringen. Vergr. 1098.

Fig. 6. Randpartie des vorderen Körperendes. Vergr. 1160.

Fig. 7. Vorderes Körperende. Ansicht von der linken Körperseite. Vergr. 915.

Fig. 8. Hintere Körperpartie von der linken Körperseite. Vergr. 915.

Fig. 9. Eine Partie des Schnittes durch einen Querring. Vergr. 1830.

Fig. 10. Kopf von *D. minutus.* Ansicht von vorn. Vergr. 1098.

Fig. 11—22. Serie der Querschnitte durch die vordere Partie des Körpers eines Männchens bei Vergr. 1160. Die Richtung der meisten Schnitte ist auf Fig. 25, Taf. XX angegeben.

Fig. 11. Schnitt durch das Rostrum.

Fig. 12. Schnitt durch den Kopf in der Höhe der flügelartigen Anhänge.

Fig. 13. Schnitt in der Höhe der hinteren Partie des Kopfes.

Fig. 14. Schnitt in der Höhe des ersten Querringes.

Fig. 15. Schnitt in der Höhe des zweiten Querringes.

Fig. 16. Schnitt in der Höhe des Nervenringes (Zwischenzone zwischen dem zweiten und dritten Querring).

Fig. 17. Schnitt unterhalb des Nervenringes.

Fig. 18. Schnitt in der Höhe des vierten Querringes durch die vordersten Teile der Excretionsorgane.

Fig. 19—22. Schnitte in der Höhe der Excretionsorgane. Fig. 19, in der Zwischenzone zwischen dem vierten und fünften Querring; Fig. 20, in der Höhe des fünften Querringes; Fig. 21, in der Zwischenzone zwischen dem fünften und sechsten Querring und Fig. 22, in der Höhe des sechsten Querringes.

Fig. 23. Schema der weiblichen Geschlechtsorgane von *D. minutus* von der rechten Körperseite.

Fig. 24. Schema der männlichen Geschlechtsorgane.

Fig. 25. Schema des Nervensystems und der Excretionsorgane von der rechten Körperseite.

Tafel X.

Fig. 1. Eine Partie des Querschnittes durch *D. maximus* in der Höhe der Excretionsorgane. Vergr. 776.

Fig. 2. Querschnitt durch *D. nematoides* in der Höhe des Excretionsporus. Vergr. 1160.

Digitized by Google

Fig. 3—5. Serie von Querschnitten durch *D. minutus* in der Höhe des Magens. Vergr. 1160.

Fig. 3. Schnitt oberhalb der Verbindung des Oesophagus mit dem Magen.

Fig. 4. Schnitt in der Höhe der Verbindung des Oesophagus mit dem Magen.

Fig. 5. Schnitt durch die mittlere Partie des Körpers.

Fig. 6. Querschnitt durch ein Männchen von *D. nematoides* in der Höhe der vorderen Partie des Hodens. Vergr. 1098.

Fig. 7. Querschnitt durch ein Weibchen von *D. minutus* in der Höhe der distalsten Partie des Ovariums (7. Querring). Vergr. 1098.

Fig. 8—10. Drei Querschnitte durch Weibchen von *D. nematoides*.

Fig. 8. Schnitt oberhalb des Ovariums in der Höhe der hinteren Fortsätze der Excretionsorgane. Vergr. 1098.

Fig. 9. Schnitt durch die mittlere Partie des vorderen Ovariums. Vergr. 1098.

Fig. 10. Schnitt in der Höhe des weiblichen Genitalporus. Vergr. 1160.

Fig. 11—19. Eine Serie von Querschnitten durch die hintere Körperpartie eines Männchens von *D. nematoides*. Vergr. 1160.

Fig. 11. Schnitt oberhalb des Genitalschlauches in der Höhe der Anheftungsstellen der Copulationsborsten.

Fig. 12. Schnitt in der Höhe des Hodenschlauches.

Fig. 13. Schnitt in der Höhe der Distalpartie einer Anhangsdrüse.

Fig. 14. Schnitt in der Höhe der beiden Anhangsdrüsen oberhalb der Spiculataschen.

Fig. 15. Schnitt durch die vorderste Partie der Spiculataschen.

Fig. 16. Schnitt oberhalb des Afters.

Fig. 17. Schnitt in der Höhe des Afters.

Fig. 18. Schnitt unterhalb des Afters.

Fig. 19. Schief getroffener Schnitt durch den Endring. Halbschematisiert.

Fig. 20 u. 21. Zwei etwas schief gehende Längsschnitte durch die hintere Partie des Körpers von *D. nematoides*. Etwas schematisiert. Vergr. 915.

Fig. 22. Schema einer zusammengesetzten Körperborste von *D. minutus*.

Digitized by Google

Beobachtungen über die Vermehrung der Knorpelzellen, nebst einigen Bemerkungen über die Struktur der „hyalinen“ Knorpelgrundsubstanz.

Von

Dr. M. Nowikoff.

(Aus dem Zoologischen Institut zu Heidelberg.)

Mit Tafel XI—XIV und 5 Figuren im Text.

Inhaltsverzeichnis.

Seite

Zelle und Zellteilung im Knorpel 205
I. Historische Übersicht 205
II. Material und Methode 211
III. Bau der ruhenden Zelle 214
IV. Indirekte Kernteilung 219
1) Prophase 219
2) Metaphase 221
3) Anaphase 223
4) Telophase 224
a. Rekonstruktion der Tochterkerne 224
b. Bildung der Scheidewand zwischen den Tochterzellen . 227
5) Bemerkungen zur Frage über die Bedeutung der Nucleolen . 228
V. Direkte Kernteilung 232
VI. Beziehungen zwischen der indirekten und direkten Kernteilung im Knorpel 234
Bildung der Kapselscheidewand 239
Struktur der Knorpelgrundsubstanz 241
I. Literaturangaben 241
II. Eigne Untersuchungen 244
Verzeichnis der zitierten Literatur 251
Erklärung der Abbildungen 254

Zelle und Zellteilung im Knorpel.

I. Historische Übersicht.

Die ersten Beobachtungen über den Kernteilungsprozeß in den Knorpelzellen fallen der Zeit nach mit dem Beginn der modernen Studien

Digitized by Google

über die Zellvermehrung zusammen. Schon im Jahre 1875 beschrieb Strasburger in seinem Buche über Zellbildung und Zellteilung neben pflanzlichen Zellen auch einige tierische, darunter Netzknorpelzellen aus der Ohrmuschel eines Kalbes. In diesen Zellen hat er die Andeutung einer äquatorialen Platte beobachtet, weiter auch Zustände, die ihm »ein begonnenes Auseinanderweichen zweier Plattenhälften zu zeigen schienen«. Zwischen den weiter auseinander gerückten Kernhälften sieht er Verbindungsfasern, die er Kernfäden nennt, und in der Mitte derselben eine Trennungsschicht, welche er als den Anfang der Zellplatte deutet (S. 187). Nach dem Schluß seiner Beschreibung bemerkt Strasburger ausdrücklich, daß »die Zellkerne der Knorpelzellen nicht biskuitförmig ein- und durchgeschnürt« werden, und daß, obgleich das Objekt im allgemeinen für das Studium des Teilungsvorganges ungünstig ist, so zeigt es doch keine andern Bilder der Kernteilung, als nur diejenigen, welche er auch in den Pflanzenzellen beobachtete, d. h., nach der später eingeführten Nomenclatur, die Bilder der indirekten oder caryokinetischen Teilung.

Einen andern Schluß zog Bütschli aus seinen Studien der Knorpelzellen, welcher hierüber schon im Jahre 1876 (S. 183) bemerkte, daß hier ein Modus der Kernteilung vorliege, der sich nicht mit dem von ihm und Strasburger beschriebenen in Zusammenhang bringen läßt.

Eine ausführlichere Arbeit über den Teilungsprozeß der Knorpelzellen publizierte Bütschli dann im nächsten Jahre, wo er seine Beobachtungen an verschiedenen Hyalinknorpeln, vorwiegend an dem des Schultergerüstes von *Triton taeniatus* und sehr jungen Individuen von *Rana esculenta* schildert. Im Gegensatz zu Strasburger, nach welchem die Scheidewand zwischen beiden Tochterzellen »simultan in der ganzen Trennungsfläche angelegt wird« (75, S. 187), findet Bütschli, daß diese Scheidewand in Zusammenhang mit der Zellkapsel an der einen Seite der Zelle hervorzuwachsen beginnt. Weiter schreitet sie »in dem Maße, als sich die Teilung des Zellprotoplasmas vollzieht, nach der andern Seite fort, um sich schließlich an der ihrem Ursprung entgegengesetzten Seite mit der Zellkapsel zu vereinigen, und so, nach gänzlicher Durchschnürung des Zellenleibes, eine völlige Scheidewand zwischen den Tochterzellen herzustellen« (77, S. 210).

Entsprechend diesem einseitigen Vordringen der Scheidewand beschrieb Bütschli einen eigenartigen Modus der Kernteilung, der später als Amitose bezeichnet wurde. Die erste Veränderung, welche der Kern in einer »noch keine Spur des bevorstehenden Teilungsaktes verratenden Zelle« erfährt, besteht in einer Längsstreckung. In den Zellen, bei

Digitized by Google

welchen die Bildung der Scheidewand schon begonnen hat, sind die beiden Enden des Kernes mehr oder weniger angeschwollen und liegen je in einer der späteren Tochterzellen. Das die angeschwollenen Enden verbindende Kernband zerfällt in der Mitte, und so vollzieht sich die Kernteilung. Die beiden Tochterzellen bleiben nachher noch eine Zeitlang durch eine feine Plasmabrücke miteinander verbunden. Diesen Prozeß vergleicht BÜTSCHLI mit der Teilung des Macronucleus der Infusorien und hält ihn für eine Modifikation des ursprünglichen Kernteilungsprozesses.

Veranlaßt durch BÜTSCHLIS Angaben, hat auch BIGELOW (79) Untersuchungen über die Knorpelzellen an zahlreichen Objekten angestellt, deren Resultate mit den BÜTSCHLIschen insofern übereinstimmten, als BIGELOW auch nur eine direkte Kernzerschnürung beobachtete. Den ganzen Prozeß der Zellteilung führt er jedoch zu dem älteren, seit REMAK (58) angenommenen Schema: Zuerst streckt sich der Kern bandförmig, nimmt eine biskuitartige Form an, zerfällt in beide Tochterkerne, und erst nachher beginnt die Zellscheidewand sich zu bilden. Obgleich BIGELOW das Vorhandensein der Bilder, wo »ein Septum als halb durch den Zellenleib gehend« geschildert wird, bezweifelt, gibt er doch an, »daß das Einschneiden der Teilungsfurche weder beim Kern noch beim Zellkörper im ganzen Umfange dieser Gebilde gleich schnell vorgeht; es resultieren daraus nieren- und hufeisenförmige Kern- und Zellenformen« (79, S. 461).

Etwa zu derselben Zeit haben zwei weitere Autoren, MAYZEL und SCHLEICHER, ihre Untersuchungen über die Knorpelzellteilung veröffentlicht, deren Ergebnisse sich jedoch mehr an diejenigen von STRASBURGER anknüpfen lassen. In ihren fast gleichzeitig erschienenen Arbeiten wurde ein Kernteilungsprozeß in den Knorpelzellen beschrieben, welcher dem von STRASBURGER und BÜTSCHLI in den übrigen tierischen und pflanzlichen Geweben entdeckten entsprach und seither mit dem von SCHLEICHER eingeführten Namen Caryokinesis bezeichnet wurde.

Der Begriff Caryokinesis umfaßt jedoch nach SCHLEICHER nicht den ganzen Prozeß der Kernteilung, sondern nur »die mannigfaltigen Erscheinungen des gesonderten, zur eigentlichen Teilung sich anschickenden Kernes« (79, S. 265), d. h. nur die Vorbereitungsstadien zur eigentlichen Teilung. Diese Caryokinesis besteht darin, daß die stark glänzenden Stäbchen und Körner, in welche der sämtliche Kerninhalt samt dem Nucleolus und der Membran zerfallen ist, verschiedenartige Anordnung, darunter manchmal eine sternförmige, annehmen. Dabei bewegt sich auch die ganze Kernmasse, indem sie langsam und meist

unregelmäßig durch das Plasma, von einem Pol der Zelle zum andern, hinschwimmt. Eine dritte Bewegungserscheinung stellen die rechtwinkeligen Umdrehungen des differenzierten Kernes dar, die jedoch nur selten vorkommen, und deren Aufgabe darin bestehe, die sich zur Teilung vorbereitende Kernmasse in eine bequemere Lage zu bringen.

Die Bilder, welche Schleicher bei seinen Untersuchungen vorwiegend an lebenden Knorpelzellen bekommen hatte, waren jedoch ziemlich undeutlich, so daß er seiner Caryokinesis keinen Charakter von Regelmäßigkeit zuzuschreiben vermochte (79, S. 269).

Was die eigentliche Kernteilung angeht, so konnte Schleicher diesen sich rasch vollziehenden Prozeß nur ungenügend studieren. In einigen günstigeren Fällen bemerkt er, »daß in der caryokinetischen Masse die Stäbchen sich plötzlich parallel legen, im ganzen eine elliptische Form bildend, und daß sich dann sofort die Trennung einstellt« (S. 275). Dabei hat er aber sowohl die Protoplasmastrahlungen und Verbindungsfasern zwischen den beiden getrennten Kernpartien, als auch die Kernspindel (obgleich nur ein einziges Mal) beobachtet.

Hinsichtlich der Rekonstruktion der Tochterkerne hob Schleicher folgende Momente hervor: Zuerst werden die Bestandteile jedes Tochterkernes miteinander mehr oder weniger vollständig volschmolzen, nachher zerfällt diese geschmolzene Masse von neuem in einige Körnchen und Stäbchen, welche verschiedenartige Bewegungen ausführen. Aus einigen solchen Stäbchen wird die Kernmembran gebildet, die andern zerfallen in Körner, so daß im Kerne »schließlich nur noch einige Fädchen und Körner sichtbar« sind (S. 281). Inzwischen entsteht auch der Nucleolus, dessen Zustandekommen Schleicher jedoch nicht beobachten konnte.

Die Scheidewand zwischen den Tochterzellen bildet sich nach Schleicher simultan durch die ganze Breite der Mutterzelle aus »feinen, seitlich aneinander gelegenen« Protoplasmafädchen (S. 283). Diese Scheidewand spaltet sich in zwei gleich dicke parallele Blätter, welche später auseinander weichen, indem zwischen ihnen die Knorpelgrundsubstanz gebildet wird. Die Bilder Bütschlis, die von den seinen so stark abweichen, erklärt Schleicher ohne weiteres für »einfache Artefakte« (S. 295).

Ich bin auf diese ersten Angaben über die Knorpelzellteilung etwas näher eingegangen, weil die Meinungsdifferenz, welche zwischen Bütschli und Bigelow einerseits, Mayzel und Schleicher anderseits ausgebrochen ist, auch bis zur neuesten Zeit bestehen blieb.

Für die caryokinetische oder indirekte Kernteilung in den Knorpelzellen hat sich Flemming in seinem Werke von 1882 ganz entschieden

Digitized by Google

ausgesprochen. Er beschrieb da zwar nicht den ganzen Prozeß der Knorpelzellteilung, sondern bemerkte nur, daß dieser Prozeß unter sein allgemeines Schema paßt, daß also bei der Kernteilung folgende Stadien zu beobachten sind: Knäuel- und Sternform des Mutterkernes, weiter die sog. Metakinesis oder Äquatorialplatte und schließlich Stern- und Knäuelform der Tochterkerne (S. 195). In bezug auf eine direkte Zellteilung bemerkt FLEMMING, daß eine solche nur bei amöboiden Zellen und gar nicht bei fixen Gewebszellen vorkommt (S. 347).

Dementsprechend beurteilte FLEMMING den Teilungsmodus der Knorpelzellen auch im Jahre 1892 in seiner Publikation über Entwicklung und Stand der Kenntnisse über Amitose. »Die Befunde von BÜTSCHLI und BIGELOW über Teilung von Knorpelzellen«, schreibt er dort, »welche auf einen entweder rein direkten, oder doch — die ersteren — auf einen von der Mitose weit abweichenden Kernteilungsmodus hinauszulaufen schienen, waren nur scheinbare; in SCHLEICHERS und meinen gleichzeitigen Arbeiten war gezeigt, daß auch für die Knorpelzellen die Vermehrung mit Mitose gilt, und daß die Kernteilungsfiguren bei den Arbeiten der genannten beiden Forscher entweder übersehen, oder vermöge der Behandlung unkenntlich geblieben sein mußten« (S. 49).

Was jedoch die Bildung der Scheidewand anbetrifft, so ist FLEMMING in dieser Frage mit BÜTSCHLI ziemlich einverstanden, indem er angibt, daß die Scheidewand in den Knorpelzellen »in Form einer schmalen Furche auftritt, die einseitig beginnt, allmählich herumgreift und ohne Erweiterung tiefer eindringt, ähnlich wie es z. B. bei der Furchung des Amphibieneies der Fall« (82, S. 249).

Eine weitere Bestätigung für das Vorhandensein der mitotischen Kernteilungsfiguren in den Knorpelzellen finden wir in den Arbeiten VAN DER STRICHTS. In seinen »Recherches sur le cartilage hyalin« (87) bildet er zwei Kerne ab (Fig. 24), von denen der eine im Stadium des Knäuels, der andre in dem der Kernplatte sich befindet. Die Figuren sind allerdings nur mit wenigen Strichen angedeutet, und im Text erwähnt VAN DER STRICHT gar nichts vom Modus der Knorpelzellteilung.

In seiner späteren Abhandlung vom Jahre 1892 bildete VAN DER STRICHT ziemlich genau einige Stadien der caryokinetischen Zellteilung in den Knorpelzellen verschiedener Tiere ab und beschrieb den Centralkörper mit der Attraktionssphäre sowohl in den ruhenden Zellen als auch im Laufe der Kernteilung. In dieser Arbeit aber, welche speziell »à l'étude de la sphère attractive« gewidmet ist, schildert er den eigent-

Digitized by Google

lichen Prozeß der Kernteilung nur skizzierend und spricht gar nichts von der Bildung der Zellenscheidewand.

In demselben Jahre gab SIEVEKING (92) einige Abbildungen der mitotischen Kernteilungsfiguren in den Knorpelzellen des Kaninchen- und Mäuseohrs, ohne sie jedoch genauer zu beschreiben.

Neben diesen Arbeiten, deren Studium zur Überzeugung führt, daß die Knorpelzellen sich ausschließlich auf mitotischem Wege vermehren können, existieren aber einige Publikationen über den Knorpel, in welchen allein von einer direkten Kernteilung die Rede ist.

Ausführliche Angaben über die Vermehrung der Knorpelzellen machte HAMMAR in seiner Arbeit über den feineren Bau der Gelenke (94). Er findet namentlich in der oberflächlichsten Region des Gelenkknorpels, sowohl vom Menschen als auch vom Pferd, Kuh, Hund und Katze »ganz ausgeprägt lobierte Kerne«. »Was die innere Beschaffenheit des Kernes betrifft,« sagt HAMMAR (S. 852), »so war diese sehr wechselnd. Nur eins war konstant: die Abwesenheit aller Anzeichen einer mitotischen Teilung. Der Kern hatte stets den Charakter eines Kernes im ‚Ruhezustand': eine deutliche Kernmembran, ein mehr oder weniger feinfaseriges Kernnetz und (in einigen Fällen) typische Kernkörperchen entweder nur eines oder nicht selten zwei.« Manche Zellen waren außerdem »durch ein hervorragendes Septum unvollständig geteilt«. Diese Bilder, deren Ähnlichkeit mit den Figuren von BÜTSCHLI und BIGELOW auffallend ist, veranlaßten HAMMAR, die obenerwähnten Angaben FLEMMINGS über die Teilung der Knorpelzellen zu bezweifeln und das Vorhandensein der amitotischen Kernteilung in den oberflächlichen Knorpelzellen für wahrscheinlich zu halten.

STUDNICKA bemerkt bei seiner Beschreibung der mehrkernigen Zellen im Knorpel von *Petromyzon*, daß er keine Kernteilungen aufgefunden habe, meint aber, daß es sich in diesen Zellen »sicher nur um Resultate von Kernfragmentierungen (Amitose)« handelt, welche er in dem Vorknorpel von *Myxine* direkt beobachten konnte (97, S. 621).

In SCHAFFERS (01) Arbeit finden wir folgende Bemerkung in bezug auf den Flossenstrahlenknorpel eines $9^1/_2$ cm langen *Ammocoetes*. »Als sehr auffallend muß ich erwähnen«, schreibt er (S. 129): »daß es mir trotz achtsamen Suchens . . . an diesen Objekten niemals gelungen ist, in den Knorpelzellen eine Mitose zu entdecken. Eine einzige fand ich im Perichondrium. Dagegen stößt man auf Kernformen, welche zur Annahme einer direkten Kernteilung zwingen.«

Ebenso bildet HANSEN (05), der sich allerdings mit der Kernteilung speziell nicht beschäftigte, in seinen Fig. 11 und 12 gelappte Kerne von

Digitized by Google

Knorpelzellen ab, welche er, der Beschreibung HAMMARS folgend, als »ein Zeichen der Amitose« auffaßt (S. 803).

Eine Zusammenstellung der oben angeführten Literaturangaben läßt von vornherein schon vermuten, daß im Knorpelgewebe sowohl mitotische als amitotische Kernteilungen vorkommen dürften. Einer solchen Annahme ist auch H. RABL geneigt, welcher jedoch dabei bemerkt, daß er eine Teilung des Zellkörpers »in keinem Falle mit Sicherheit nachweisen« konnte (95, S. 422).

Bei meinen Studien über den jugendlichen Knorpel von Amphibien und Reptilien konnte ich beobachten, daß die Zellen bei der ersten Anlage des Knorpels sich ausschließlich caryokinetisch vermehren, im Laufe des weiteren Wachstums aber an der Oberfläche des Knorpels einige amitotische Kernteilungsfiguren auftreten, deren Zahl immer bedeutender wird, so daß im älteren Knorpel die direkte Kernteilung über die indirekte ganz beträchtlich dominiert. Ich will jedoch erst später auf die Beziehungen dieser beiden Teilungsmodi zueinander etwas näher eingehen, nachdem ich die Einzelheiten der beiden Prozesse besprochen habe.

II. Material und Methode.

Als Untersuchungsmaterial diente mir vorwiegend der Kopfknorpel der Embryonen von *Lacerta muralis* ebenso wie der Wirbel- und Schultergürtelknorpel junger Frösche, sowie Tritonen- und *Bombinator*-Larven. Nebenbei hatte ich auch Gelegenheit, einige Präparate von *Ammocoetes* und *Spinax niger* zu studieren. Der Knorpel von *Lacerta muralis*, dessen Elemente sich wegen ihrer geringen Größe zu einem genaueren Studium nicht besonders eignen, war für mich insofern von Bedeutung, als ich bei diesem Objekt, von dem mir mehrere Entwicklungsstadien zu Gebote standen, die Beziehungen zwischen der indirekten und direkten Kernteilung am sichersten feststellen konnte. Die besten caryokinetischen Bilder konnte ich im Knorpel von *Bombinator*-Larven beobachten. Die Größe der Zellkerne übertrifft in diesem Knorpel, wie die nachfolgende Tabelle zeigt, die der sämtlichen andern von mir untersuchten Objekte, sogar die der in dieser Hinsicht nach den cytologischen Untersuchungen FLEMMINGS so berühmt gewordenen Elemente der Salamanderlarve.

Durchschnittliche Größen der Knorpelzellkerne (Durchmesser):

Ammocoetes branchialis (55 mm lang). . .	3 μ,
Spinax niger (alter Embryo)	6— 9 μ,

Digitized by Google

Triton taeniatus (Larve)	. . . .	6— 8 μ,
Salamandra maculosa (Larve)	. . . . . .	8—11 μ,
Bombinator pachypus (Larve)	. . . . . .	9—12 μ,
Rana esculenta (junges Tier)	. . . . . .	5— 8 μ,
Lacerta muralis (Embryo)	. . . .	4— 5 μ.

Die von mir untersuchten Tiere wurden entweder in einer konzentrierten wässerigen Sublimatlösung oder in HERMANNscher Flüssigkeit fixiert, welche beide Mittel gleich gute Resultate ergaben. Die kleineren Objekte, Larven und Embryonen, waren in toto konserviert, dagegen habe ich die größeren Tiere, wie z. B. junge Frösche, gewöhnlich nach vorsichtiger Chloroformierung seziert und den ausspräparierten Knorpel allein fixiert.

Was die Färbungsmethoden anbetrifft, welche sowohl beim Studium der Zellteilungsfiguren, als auch des feineren Baues der Knorpelgrundsubstanz eine so wichtige Rolle spielen, so habe ich verschiedenes ausprobiert. Die besten Bilder der caryokinetischen Teilungsfiguren erzielte ich auf Objekten, die mit HERMANNscher Flüssigkeit konserviert und auf dem Objektträger entweder mit $^1/_2$%igem wässerigen Hämatoxylin und 1%iger Lösung von neutralem chromsauren Kali oder mit Safranin und einer 0,01%igen Lösung von triphenylrosanilintrisulfosaurem Natrium in gesättigter wässeriger Pikrinsäurelösung (BLOCHMANNsche Flüssigkeit) behandelt wurden. Die letztere Methode eignete sich auch sehr zum Studium des Centralkörpers. Ich halte die Schnitte etwa 24 Stunden in einer Safraninlösung (1 g Safranin auf 100 ccm Wasser und 250 ccm 95%igen Alkohol), worauf sie nach kurzem Auswaschen in BLOCHMANNsche Flüssigkeit auf 20—40 Minuten übertragen wurden; nach nochmaligem kurzen Auswaschen im Wasser werden sie rasch durch Alkohole steigender Konzentration und durch Xylol in Kanadabalsam übergeführt. In den auf diese Weise behandelten Präparaten erscheinen alle Kernelemente stark rot, das Zellplasma, der Centralkörper und die Grundsubstanz intensiv blau gefärbt (Fig. 73). Dieselben Schnitte, besonders wenn sie nicht im Kanadabalsam, sondern im Wasser eingeschlossen werden, eignen sich sehr gut zum Studium der Strukturen der Grundsubstanz.

Die im Sublimat fixierten Objekte habe ich zur Untersuchung ruhender Kerne mit einer Lösung von Jodgrün-Säurefuchsin nach ERLANGER (LEE-MAYER, Grundzüge der mikrosk. Technik. Berlin 1901. S. 322) behandelt. Diese Flüssigkeit färbt nach kurzer Einwirkung (einige Minuten) die chromatische Kernsubstanz grün und die Nucleolen

Digitized by Google

rot. Zum Studium der caryokinetischen Figuren, insbesondere zum Zählen der Chromosomen, ist jedoch die Färbung mit Eisenhämatoxylin am geeignetsten. Neben der von HANSEN (05) empfohlenen Methode zur Untersuchung der Knorpelgrundsubstanz (Methylenblau, Pikrinsäurefuchsin, Essigsäure), welche jedoch für den embryonalen Knorpel nicht besonders geeignet ist, weil nach dieser Methode die Schnitte fast ausschließlich eine blaue Farbe annehmen, habe ich mit gutem Erfolge die Dreifachfärbung mit Boraxkarmin, Bleu de Lyon und Bismarckbraun angewendet. Im Boraxkarmin wurden die Objekte in toto für längere Zeit (etwa 24 Stunden) gelassen und nachher etwa 30 Minuten lang in einer $^1/_2$%igen HCl-Lösung in 70°igem Alkohol extrahiert. Die aus solchem Material angefertigten Schnitte wurden zuerst mit $^1/_2$%iger alkoholischer Lösung von Bleu de Lyon und dann mit $^1/_2$%iger wässeriger Bismarckbraunlösung behandelt (in beiden Flüssigkeiten einige Minuten bis $^1/_4$ Stunde). Manchmal übertrug ich die Schnitte nachher nochmals für einige Minuten in Bleu de Lyon. Ich brauche kaum zu bemerken, daß nach der Behandlung der Präparate mit jeder Farbe ein kurzes (einige Sekunden) Auswaschen notwendig ist (nach Bismarckbraun im Wasser, nach Bleu de Lyon in 50—70°igem Alkohol). Die so behandelten Schnitte zeigen sehr klare, differente Bilder des hyalinen Knorpels. Die Zellkerne werden rot, das Protoplasma auf gut gelungenen Präparaten — blau, und die Grundsubstanz des jungen Knorpels — braun. In dem älteren Knorpel jedoch, wo eine partielle chemische Umbildung der Grundsubstanz auftritt, werden die umgebildeten Regionen (»collagene Fasern« HANSENS) blau gefärbt, welcher Umstand sie von der übrigen braunen Grundsubstanz sogar bei schwächerer Vergrößerung ohne Schwierigkeit zu unterscheiden erlaubt.

Ich habe sowohl in Paraffin als in Celloidin eingebettet. Die erste Methode hat sich für den jüngeren, noch ganz weichen Knorpel als recht geeignet erwiesen. Dagegen war es sehr schwer, ordentliche Paraffinschnitte von dem schon ziemlich harten Knorpel junger Frösche zu erhalten. Der Druck des Mikrotommessers erzeugt hier später zu erwähnende Kunststrukturen, so daß zur Kontrolle solcher Präparate Celloidinschnitte nötig sind.

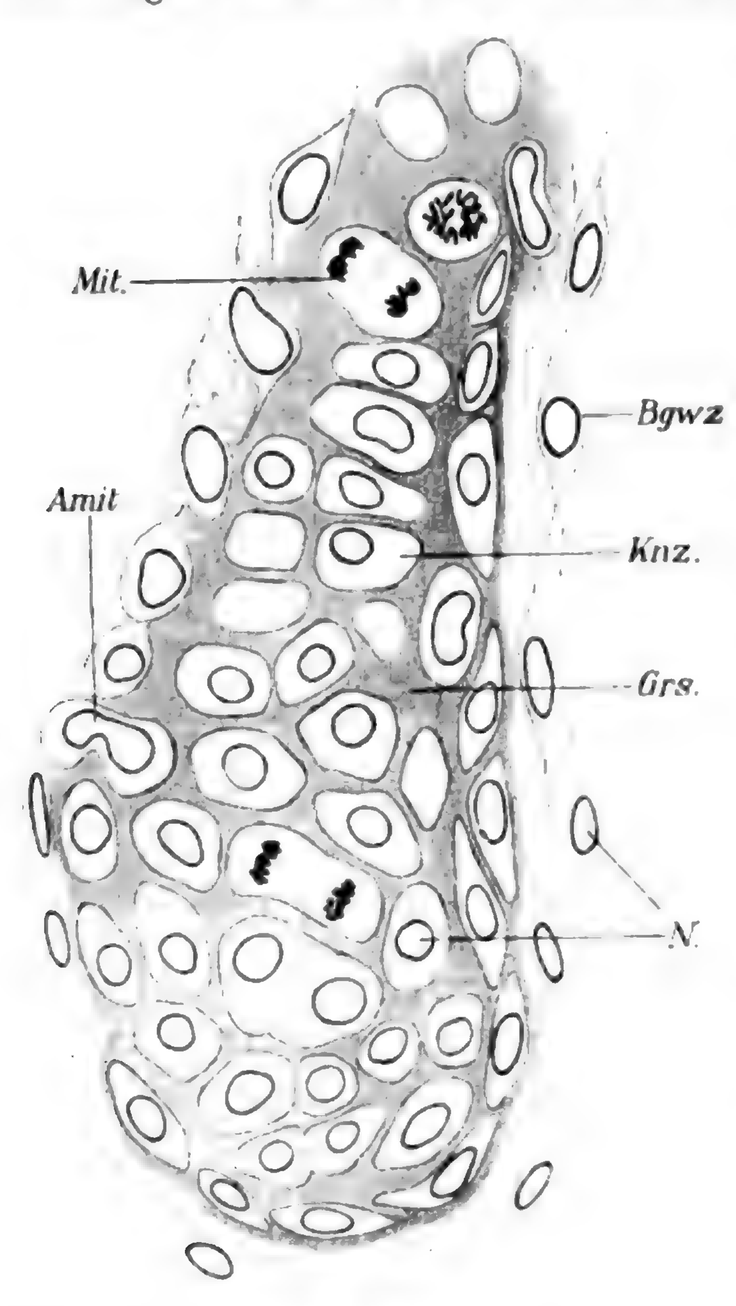
An dieser Stelle ergreife ich die Gelegenheit, Herrn Prof. O. BÜTSCHLI für seinen hilfsreichen Beistand bei der Ausführung der vorliegenden Arbeit meinen herzlichsten Dank auszusprechen. Ebenso bin ich Herrn Prof. A. SCHUBERG zu besonderem Dank verpflichtet für die freundliche Überlassung von gut konserviertem Material von *Bombinator pachypus*,

Digitized by

sowie einiger von seinen Schnittserien. Nach diesen vortrefflich gefärbten SCHUBERGschen Präparaten sind die meisten Figuren meiner Taf. XI ausgeführt. Herrn Dr. N. KOLTZOFF, der mir das Entwicklungsmaterial von *Lacerta muralis* überließ, bin ich auch zu aufrichtigem Dank verpflichtet.

III. Bau der ruhenden Zelle.

Vor Beschreibung des Teilungsprozesses möchte ich einige Beobachtungen über den Bau der ruhenden Knorpelzelle mitteilen. Die Formen der Zelle sind, wie es die beigegebene Textfig. 1 zeigt, sehr mannigfaltig. Neben fast kugelrunden trifft man eckige, ovale und, besonders oft an der Peripherie des Knorpels, stark abgeplattete Zellen (siehe auch CHATIN 04). Wie aus der Betrachtung der Zellteilungsfiguren folgt, können die in der Mitte des Knorpels gelegenen Zellen, welche also von einer dickeren Lage der Grundsubstanz umgeben sind, auch ihre Form verändern. Die Zellen, die sich im Zustand intensiver Vermehrung befinden, sind demzufolge oft gruppenweise angeordnet. Die neugebildeten Zellen einer jeden Gruppe sind voneinander durch feine Scheidewände getrennt, zwischen den ganzen Gruppen ist dagegen die Grundsubstanz bedeu-

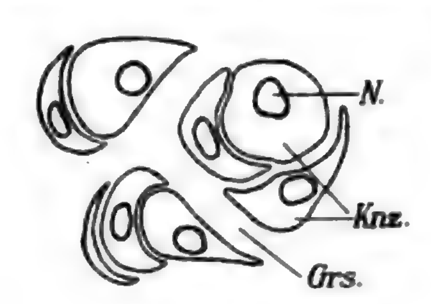


Textfig. 1.

Wirbelknorpel aus einem Querschnitte durch die Larve von *Bombinator pachypus*. Vergr. 450. *Amit*, amitotische Teilungsfigur; *Bgwz*, Bindegewebszelle; *Grs*, Knorpelgrundsubstanz; *Knz*, Knorpelzelle; *Mit*, mitotische Teilungsfigur; *N*, Zellkerne.

Digitized by Google

tend dicker. Die Zwischenwände im Knorpel der Amphibien und Reptilien verlaufen immer gerade oder nahezu gerade (Textfig. 1); ich konnte hier niemals beobachten, daß eine Knorpelzelle eine andre halbmondförmig umgibt, wie es von STUDNIČKA (97, Taf. XXXI, Fig. 2) und SCHAFFER (06) bei Cyclostomen gefunden wurde. Im Kopfknorpel von *Ammocoetes* habe ich jedoch ebenfalls ähnliche Zellgruppen beobachtet, von denen ich auf Textfig. 2 drei besonders charakteristische wiedergebe. Entgegen der Annahme von SCHAFFER (06, S. 199), nach welchem es sich hier um das Zugrundegehen einzelner Zellen handeln soll, hervorgerufen durch das energische Wachstum einer Nachbarzelle, möchte ich es für wahrscheinlicher halten, daß die halbmondförmigen Zellen schon bei der Zellteilung als solche entstehen, indem die Scheidewand in einer stark gebogenen Linie angelegt wird. Da ich aber keine genauere Untersuchung hierüber anstellte, kann ich nichts entscheidendes sagen, nur möchte ich hervorheben, daß solche Zellgruppen, besonders dann, wenn die halbmondförmigen Zellen die größere Zelle von mehreren Seiten umgreifen, recht lebhaft an die Teilungsbilder der Scheitelzelle von Pteridophyten erinnern (wenn man eine solche Scheitelzelle mit den sie umgebenden Segmentzellen von oben betrachtet).



Textfig. 2.
Kopfknorpel aus einem Sagittalschnitte durch *Ammocoetes branchialis*. Vergr. 1000. *Grs*, Knorpelgrundsubstanz; *Knz*, Knorpelzellen; *N*, Zellkern.

Der Plasmareichtum der Knorpelzellen ist verschieden, und zwar besitzen die jüngeren Zellen (Fig. 24, 25) in der Regel viel mehr Protoplasma als die älteren (Fig. 26—42), wo der Zellinhalt eine den Pflanzenzellen ähnliche Beschaffenheit annimmt. Die Zellwand nämlich sowie die Kernoberfläche werden hier gewöhnlich nur von einer dünnen protoplasmatischen Lage bedeckt, zwischen welcher mehr oder weniger dicke protoplasmatische Stränge oder Lamellen (Fig. 73 *P*) sich ausspannen. Der übrige Zellraum besteht aus Vacuolen (*v*).

Bezüglich der Protoplasmastruktur bemerke ich, daß nach FLEMMING (82, S. 21—24) und einigen andern Autoren die Knorpelzellen der Amphibien (*Salamandra*) ein sehr schönes Beispiel für die faserige Plasmastruktur bilden, während in der früheren Literatur andre, abweichende Meinungen ausgesprochen wurden. Um einige davon zu nennen, will ich zuerst eine ältere Angabe von FROMANN (79) anführen. Dieser Autor findet sowohl in fixierten als auch in lebenden Knorpel-

zellen von *Salamandra maculosa* »in großer Zahl und dichter Stellung feine und kurze Fäden, die sich zu einem das Zellinnere durchziehenden, sehr engmaschigen Netz verbinden. . . . Die Körnchen des Protoplasmas erscheinen dann als etwas derbere Knotenpunkte der Fäden, welche zur Bildung der Maschen zusammentreten« (79, S. 4). Die Netze sind manchmal so fein, daß sie sogar bei 900facher Vergrößerung kaum wahrnehmbar sind. Auch Leydig beschreibt eine netzige Beschaffenheit des Protoplasmas in den Knorpelzellen von Urodelen und Säugetieren (85, S. 4). Von neueren Angaben kann ich die von Schaffer anführen, welcher im Protoplasma der Knorpelzellen von *Myxine* »einen ziemlich grobwabigen oder schwammigen Bau« findet »mit teilweise radiär vom Kern gegen die Kapsel ziehenden Strängen« (06, S. 161). Nach der Beschreibung Schaffers ist es jedoch nicht klar, ob sein »grobwabiger Bau« im Sinne der Bütschlischen Wabenstruktur aufzufassen sei, oder ob seine Waben nur die oben von mir beschriebenen Vacuolen darstellen. Die Größenangabe von Fromann kann jedoch darauf hindeuten, daß die von ihm gesehenen Netze nichts andres sind als die später von Bütschli (92) in vielen Zellen beobachtete Wabenstruktur.

Meine in Kanadabalsam eingeschlossenen Schnitte zeigen in den oben erwähnten, durch die Vacuolen ziehenden Plasmasträngen einen (anscheinend) faserigen Bau (Fig. 73). Wenn ich jedoch dieselben Schnitte bei stärkster Vergrößerung im Wasser betrachtete (Fig. 65), erschienen die Plasmastränge an geeigneten Stellen deutlich wabig. Die dünneren, faserartigen Stränge bestehen dabei aus einer bis einigen Reihen von Waben. Manchmal zeigen auch die reihenweise angeordneten Knotenpunkte der Waben oder etwas verdickte Wabenwände eine gewisse Ähnlichkeit mit Fibrillen, wie es auf meiner Fig. 65 dargestellt ist. Das äußere, die Kapsel berührende Protoplasma besteht in seiner Dicke oft nur aus einer einwabigen Lage, wie es z. B. Fig. 64 (*P*) zeigt.

In den meisten der von mir untersuchten Knorpelzellen finde ich stark lichtbrechende Kügelchen oder Tröpfchen, welche entweder im Protoplasma selbst oder in Vacuolen eingelagert sind. Diese Gebilde wurden auch von früheren Forschern erwähnt. Flemmings (82) und Hammars (94) Angaben jedoch, daß es sich um Fetttröpfchen handelt, kann ich nicht bestätigen, da die Tröpfchen in den mit Äther behandelten Schnitten erhalten sind und sich mit Osmiumsäure nicht stärker als das umgebende Plasma schwärzen. Ich bin auch mit Schaffer (06, S. 162) nicht ganz einverstanden, wenn er bemerkt, daß diese Kügelchen sich mit Methylenblau färben, und sie daher als basophil

Digitized by Google

bezeichnet. Ich beobachtete, daß die Kügelchen in manchen Fällen auch ausgesprochen acidophil sind. Auf Präparaten z. B., die mit Jodgrün-Säurefuchsin behandelt wurden, ist die Knorpelgrundsubstanz grün, die Kügelchen dagegen sind wie das Protoplasma intensiv rot gefärbt. Anderseits kann man eine gewisse Farbendifferenz auch zwischen dem Plasma und den Kügelchen auf den mit Boraxkarmin, Bismarckbraun und Bleu de Lyon tingierten Schnitten beobachten. Nach längerer Einwirkung von Bleu de Lyon werden sowohl das Protoplasma als auch die Kügelchen gleichmäßig bläulich (Fig. 69 unten rechts). Bleiben aber die Schnitte nur kurz in Bleu de Lyon, so wird das Zellplasma braun, die Kügelchen aber erscheinen gewöhnlich blau (Fig. 69). Ihre Größe ist sehr verschieden; neben kaum sichtbaren finden sich auch größere, sogar solche, die nur wenig kleiner sind als der Zellkern (Fig. 69 *b*). In den größeren Kügelchen bemerkte ich oft eine Struktur (Fig. 73 *b*), welche darauf zu deuten scheint, daß sie durch Zusammenfließen einiger kleinerer entstanden. In andern Fällen beobachtete ich Vereinigung der Kügelchen zu stäbchenartigen Gebilden (Fig. 69). Die Angabe SPULERS (95), nach welchem die Kügelchen zum Aufbau der Grundsubstanz dienen sollen, werde ich in einem späteren Kapitel besprechen.

Der Centralkörper und die Attraktionssphäre, welche in den Knorpelzellen, soweit mir bekannt, zuerst von VAN DER STRICHT (92) aufgefunden wurden, sind sowohl in den sich teilenden, als auch in vielen ruhenden Zellen zu erkennen. Ich konnte sie am deutlichsten auf Schnitten durch eine *Bombinator*-Larve beobachten, die nach HERMANN fixiert und mit Safranin und BLOCHMANNscher Flüssigkeit gefärbt waren (Fig. 73 *ck*, *sph*). Bei dieser Methode, ebenso wie bei der Kombination der letztgenannten Farbe mit Boraxkarmin, erscheint der Centralkörper neben dem rot gefärbten Kern tief blau. Ich finde auf meinen Präparaten sehr selten einen einzigen ruhenden Centralkörper (Fig. 23 *ck*), meist ist er in Teilung begriffen (Fig. 26, 73 *ck*) oder in Zweizahl vorhanden (Fig. 10 *ck*), ein Zeichen dafür, daß eine Verdoppelung des Centralkörpers der Kernteilung lang vorangeht. In einigen Fällen (Fig. 10 *ck*) gelang es, festzustellen, daß jeder Centralkörper aus mehreren Körnchen besteht, daß er also im Sinne HEIDENHAINS ein »Microcentrum« (94 S. 463) darstellt.

Die sog. Attraktionssphäre (Fig. 23, 73 *sph*) erscheint um die ruhenden und sich teilenden Centralkörper in Form einer Anhäufung dichteren Protoplasmas, in welchem ich keine oder nur kaum bemerkbare Spuren von Strahlung bemerkte (Fig. 26 *sph*). Letztere tritt jedoch in späteren

Digitized by Google

Stadien, wo die beiden geteilten Centralkörper voneinander weiter getrennt sind, deutlich hervor (Fig. 10 *sph*). Oft bemerkt man hier um die Centralkörper auch einen hellen Hof, von dessen Peripherie die Strahlen der Sphäre entspringen.

Die Kerne der Knorpelzellen sind entsprechend der Form der letzteren verschiedenartig gestaltet. Die rundlichen Zellen besitzen kugelige Kerne, in den abgeplatteten sind auch die Kerne scheibenförmig. Die Kernmembran ist ziemlich dick (Fig. 73 *m*) und färbt sich mit Hämatoxylin, Boraxkarmin und Safranin ebenso intensiv wie die chromatischen Elemente des Kernes. In der Kernhöhle (Fig. 1, 4, 5, 6) unterscheide ich ein mehr oder weniger weitmaschiges Netz schwach färbbarer Substanz (*achr*), in welchem chromatische Körnchen verschiedener Größe (*chr*) eingelagert sind. Die achromatischen Netzfäden haben ein mehr oder weniger deutlich perlschnurförmiges Aussehen. Ein in den Zellen der *Bombinator*-Larve besonders auffallendes Gebilde ist der Nucleolus. Seine bedeutende Größe (Fig. 1 *n*) läßt ihn ohne Schwierigkeit von den größeren Chromatinkörnchen und seine regelmäßige Kugelgestalt von den Anhäufungen der letzteren unterscheiden. Der Nucleolus enthält in seiner Mitte eine größere oder kleinere Vacuole (Fig. 2, 3), so daß er als ein Bläschen mit dicken Wänden erscheint. Die Oberfläche ist manchmal höckerig, und man sieht in optischen Durchschnitten nicht selten, daß die Wand des Bläschens von radiär zu seiner Oberfläche gestellten dunklen Linien durchsetzt wird, wodurch das Bild einer alveolären Struktur entsteht (Fig. 2).

Dieses Kernkörperchen, das nach Flemming als Hauptnucleolus bezeichnet werden soll, ist fähig, sich durch eine Zerschnürung zu vermehren (Fig. 4—6 *n*). Zuerst nimmt der Nucleolus eine ovale Form an, wobei seine Vacuole verdoppelt wird. Weiter erfolgt die Zerschnürung; die beiden Tochtergebilde bleiben jedoch eine Zeitlang durch ein dünnes Hälschen verbunden. Endlich werden sie voneinander vollständig getrennt. Es scheint mir ganz sicher zu sein, daß es sich hier wirklich um eine Teilung und nicht etwa um eine Verschmelzung zweier Nucleolen handelt. Ich beobachte nämlich oft, daß die jüngeren, vor kurzem geteilten Kerne nur ein Kernkörperchen enthalten, die älteren dagegen, d. h. solche, die sich zur Caryokinese vorbereiten, durch das Vorhandensein von zwei Kernkörperchen charakterisiert werden.

Bei den übrigen von mir untersuchten Species sind die Kernkörperchen zum Studium weniger geeignet, als bei der *Bombinator*-Larve. Mit Hilfe sowohl des Jodgrün-Säurefuchsins als auch andrer Färbungs-

methoden konnte ich nur feststellen, daß die Knorpelzellen von *Lacerta muralis* (Fig. 26, 37) und *Rana esculenta* (Fig. 61, 62), ähnlich wie *Bombinator*, uninucleoläre Kerne besitzen, d. h. Kerne mit einem oder höchstens zwei Kernkörperchen, die Kerne der urodelen Amphibien dagegen (*Triton* [Fig. 68] und *Salamandra*) multinucleolär sind. In letzteren konnte ich bis acht Kernkörperchen zählen.

IV. Indirekte Kernteilung.

Den caryokinetischen Prozeß habe ich an den Knorpelzellen von *Bombinator*-Larven und den Embryonen von *Lacerta muralis* studiert. Die Verhältnisse bei *Lacerta* sind jedoch wegen der geringen Kerngröße wenig deutlich, so daß ich im folgenden hauptsächlich die Kernteilung der *Bombinator*-Larve beschreiben werde. Der Übersichtlichkeit wegen teile ich den ganzen Prozeß nach E. Wilson (00) in folgende vier Phasen: 1) Prophase oder vorbereitende Veränderungen, 2) Metaphase, deren wesentliches Moment die Teilung der Chromatinsubstanz bildet, 3) Anaphase oder Auseinanderweichen der Kernplattenhälften und 4) Telophase, die Rekonstruktion der Tochterkerne und Bildung der Zellscheidewand.

1. Prophase.

Wir haben schon oben eine Veränderung im Innern des Kernes kennen gelernt, nämlich die Verdoppelung des Nucleolus. Ich will aber nicht mit Sicherheit behaupten, daß eine solche Verdoppelung der Kernteilung stets unmittelbar vorhergeht. Die eigentliche Vorbereitung zur Teilung besteht darin, daß die meisten Chromatinkörnchen sich an der Oberfläche des Kernes ansammeln (Fig. 7, 28 *chr*). Dabei bewahren die beiden Nucleoli, wie ich es bei der *Bombinator*-Larve beobachten konnte, ihre frühere Stellung im Innern des Kernes (Fig. 7 *n*). Die achromatischen Fäden (*achr*) sind jetzt in geringerer Zahl vorhanden, dafür aber dunkler tingierbar als im ruhenden Kern. Ihr perlschnurförmiger Charakter tritt nun viel deutlicher hervor. Sie bleiben, wie früher, mit den Nucleolen in Verbindung; in ihren Knotenpunkten führen sie einige Chromatinkörnchen. In den Zellkernen von *Lacerta muralis* ist dies Stadium (Fig. 28) insofern von Interesse, als hier die Chromatinkörnchen (*chr*) sich nicht gleichmäßig an der Kernoberfläche sammeln, sondern sich in Gruppen vereinigen, von denen jede vermutlich zum Aufbau eines späteren Chromosoms dient. Auf diesem Stadium ist der Umfang des Kernes schon bedeutend vergrößert (vgl. Fig. 6 und 7 oder 26 und 28), und sein früher kugeliger Umriß wird oval.

Auf einem etwas späteren Stadium (Fig. 8) ist die Kernhöhle von Chromatinkörnchen fast völlig frei; letztere (*chr*) bilden nun eine dichte Lage an der Kernoberfläche, unmittelbar unter der Kernmembran. Durch die Kernhöhle ziehen auch hier noch Fäden (*achr*), welche jedenfalls den achromatischen entsprechen, jetzt aber ungefähr ebenso dunkel färbbar sind wie die Chromatinkörnchen. Diese Fäden werden immer dicker und glattrandiger. Die Nucleoli beginnen jetzt undeutlicher zu werden, und zwar, wie es scheint, dadurch, daß sie ihre Substanz allmählich an die mit ihnen in Verbindung stehenden achromatischen Fäden abgeben. Darauf, sowie auf longitudinaler Verschmelzung einzelner Fäden beruht ihre Verdickung.

Ein ganz eigenartiges Aussehen bieten diese Fäden im Knäuelstadium. Auf den Fig. 9 und 9*a* ist ein und derselbe Kern abgebildet, und zwar auf Fig. 9 seine Oberfläche und auf Fig. 9*a* der optische Durchschnitt. Der Kern ist schon ziemlich stark abgeplattet, und die Fäden des dichten Knäuels (*Kn*) verlaufen an seiner Oberfläche vorwiegend in einer bestimmten Richtung (auf Fig. 9 von oben nach unten). Dieser regelmäßige Verlauf wird noch deutlicher auf einem späteren Stadium. Dann sieht man, wie die Fäden des sog. lockeren Knäuels (Fig. 44 *Rana esculenta Kn*) meridional angeordnet sind, wobei eine kreisförmige Partie der Kernoberfläche, das sog. Polfeld, frei von Fäden bleibt (*p*). Diese Bilder entsprechen vollkommen denen, auf welche C. Rabl (85) seine Theorie der Polarität der Kerne begründet hat. Die Höhle des Kernes (Fig. 9*a*) wird von den früher erwähnten, aus dem achromatischen Netz gebildeten Fäden durchzogen (*achr*), welche nun in ihrem Aussehen den chromatischen Knäuelfäden ähnlich sind, mit dem Unterschied jedoch, daß sie nicht geschlängelt verlaufen, wie die letzteren, sondern ganz gerade. Sie bilden zusammen eine verästelte Figur, in deren Knotenpunkten man Reste der Nucleolen (Fig. 9*a n*) bemerken kann.

Zu derselben Zeit, wo einzelne Chromatinkörnchen sich in Knäuelfäden vereinigen, vollzieht sich auch die Auflösung der Kernmembran, welche, wie ich oft beobachten konnte, in kleine Körnchen zerfällt und sich so wohl auch an der Bildung der Knäuelfäden beteiligt (Fig. 28).

In den Zellkernen von *Lacerta muralis* konnte ich die verästelten Fäden, welche die Höhle des Kernknäuels durchziehen, nur selten und unvollkommen beobachten. Der Grund hierfür ist wohl, daß die genannten Fäden wegen des kleineren Kernumfanges von den Knäuelfäden kaum zu unterscheiden sind.

Während der Zeit, da die chromatische Kernsubstanz sich zum Knäuel umbildet, weichen auch die beiden Microcentra (Fig. 10 *ck*) mit

ihren Attraktionssphären (*sph*) auseinander. Nach gänzlichem Schwinden der Kernmembran dringen sie in die Region des Kernes hinein (Fig. 11), wo sie an die beiden gegenüberstehenden Enden des letzteren treten. Eine ähnliche Bildung des Amphiasters aus dem Cytoplasma und sein Eindringen in die Kernregion wurde auch bei andern Amphibien beobachtet, z. B. von Meves (97) in den Hodenzellen von *Salamandra*.

Die Knäuelfäden sind inzwischen zu Chromosomen oder, wie sie von O. Hertwig (06) bezeichnet werden, Kernsegmente, zerfallen (Fig. 11 *ks*), welche im Centrum des ehemaligen Kernes und der Zelle dicht und unregelmäßig zusammengetreten sind. Jetzt beginnt eine Verkürzung der Chromosomen sowie ihre Anordnung zu einer Äquatorialplatte. Gleichzeitig bildet sich die Spindelfigur aus, welche in den Zellen der Eidechse (Fig. 30—33 *spn*) besonders klar hervortritt. Die Spindelachse fällt nicht immer mit der Längsrichtung der Zelle zusammen. Manchmal stellt sich die Spindel quer (Fig. 31) oder schief (Fig. 12) zur Zellachse ein. Da jedoch die späteren Teilungsfiguren gewöhnlich der Länge der Zelle nach orientiert sind, so muß man annehmen, daß die zuerst quer oder schief angelegten Spindeln entsprechende Umdrehungen machen, wie es auch Schleicher (79) in den lebenden Zellen beobachtete. Die Centralkörper erscheinen auf diesem Stadium als homogene Kügelchen, deren Tinktionsfähigkeit viel schwächer ist als die der Chromosomen (Fig. 12, 30 *ck*). Die Polstrahlen, welche ebenso wie die Spindelstrahlen in ihrem Verlaufe knotenförmige Verdickungen zeigen (Fig. 13 *sph*), verästeln sich an ihren Enden und gehen auf diese Weise ohne scharfe Grenzen in das Zellprotoplasma (*P*) über.

2. Metaphase.

Die Metaphase, deren wesentliches Merkmal darin besteht, daß die Chromatinfäden sich längsspalten, greift bei manchen Zellarten in die Prophase hinein, indem die Zerspaltung schon in dem Knäuelstadium vor sich geht. Bei meinen Objekten scheint dies jedoch nie der Fall zu sein; ich beobachtete wenigstens die erste Andeutung der Spaltung entweder im Monasterstadium (Fig. 32 *ks*) oder kurz vor demselben (Fig. 12 *ks*).

Die Zahl der Chromosomen ist in den Knorpelzellen von *Bombinator pachypus* viel geringer als bei den übrigen Amphibien. Durch vielfache Zählung der Chromosomen sowohl in den Mutter- als Tochtersternen habe ich die Überzeugung gewonnen, daß diese Zahl nur sechs beträgt. Bilder, wie Fig. 14, wo ganz deutlich zwölf paarweise angeordnete

Digitized by Google

Chromosomen (*ks*) zu sehen sind, entsprechen meiner Ansicht nach der Zeit, wo das Auseinanderweichen der gespaltenen Kernsegmente schon begonnen hat. Eine so stark abweichende Chromosomenzahl (in den somatischen Zellen von *Salamandra* und *Rana* beträgt sie 24) kann uns jedoch nicht sehr befremden, da auch in andern Tierabteilungen solch aberrante Fälle erwiesen wurden. In der von Wilson (00. S 206—7) zusammengestellten Tabelle finden wir, daß bei den Anneliden die Gattung *Thalassema* 24, die Gattung *Ophryotrocha* dagegen nur vier Chromosomen der Körperzellen bildet. Ebenso besitzt die *Mus musculus* 24, *Mus decumanus* wahrscheinlich 16 Chromosomen. Weitere ähnliche Beispiele sind in der Tabelle zu finden.

Die Zahl der Chromosomen der Knorpelzellen von *Lacerta agilis* war viel schwieriger festzustellen. Ich kann nur angeben, daß sie zwischen fünf und zehn betragen muß.

Die Chromosomenschleifen sind auf den meisten Stadien, abgesehen vom Beginn der Anaphase (Fig. 15 *ks*), in Gestalt und Länge recht verschieden. Von den sechs typischen Schleifen, bzw. den sechs Paaren solcher, lassen sich jedoch sofort zwei weitere chromosomenartige Gebilde unterscheiden (Fig. 13, 14 ks^1). In einer jüngeren Kernplatte besitzen sie die Gestalt kurzer Stäbchen, die mehr oder weniger gebogen sein können, jedoch keine Schleifen bilden (Fig. 13). Im Laufe der weiteren Entwicklung runden sie sich mehr und mehr ab (Fig. 14). Ihre gewöhnliche Lage ist in der Mitte des Sternes.

Der Zergliederungsprozeß der Knäuelfäden in Kernsegmente ist sehr schwer zu beobachten, weil die Fäden sich dabei klumpenartig vereinigen (Fig. 11 *ks*). Deswegen konnte ich auch keine direkte Beobachtung über die Herkunft der beiden kurzen Kernsegmente anstellen. Wenn man aber das Knäuelstadium, wie ich es auf Fig. 9 und 9*a* abgebildet habe, mit dem Stadium der Äquatorialplatte (Fig. 13, 14) vergleicht, so drängt sich der Gedanke auf, daß die beiden kurzen Segmente nichts andres sind, als Produkte der in Fig. 9*a* dargestellten, das Kerninnere durchziehenden Fäden, die ihrerseits durch Verschmelzung der Nucleolen mit dem achromatischen Kernnetz gebildet sind. Sowohl die abweichende Form der kurzen Kernsegmente, sowie ihre mittlere Lage in der Äquatorialplatte, als auch ihr späteres Schicksal, wie wir noch sehen werden, sprechen für eine solche Vermutung.

Ich kann mich der Meinung von Flemming durchaus nicht anschließen, welcher in den Äquatorialplatten einzelne viel kürzere, Chromosomen als die übrigen, findet und vermutet, »daß die Sache auf einer künstlichen Zerfällung durch die fixierenden Reagenzien beruht«

(82, S. 236). Eine gewisse Ähnlichkeit besitzen die beiden kürzeren Kernsegmente von *Bombinator* mit dem sog. accessorischen Chromosom der Geschlechtszellen einiger Insekten, welches nach den neueren Untersuchungen von Wassilieff (07) ebenfalls aus dem Nucleolus hervorgeht. Dieses accessorische Chromosom, das gewöhnlich nur in Einzahl vorkommt, geht während des Teilungsprozesses in eine der Tochterzellen ungeteilt über, um später zugrunde zu gehen. In dieser Hinsicht unterscheidet es sich von unsern kurzen Kernsegmenten, welche auf späteren Stadien wieder in Form von Nucleolen auftreten.

3. Anaphase.

In dieser Phase der mitotischen Kernteilung, welche von Flemming als Dyaster bezeichnet wurde, erfolgt das Auseinanderweichen der Tochterchromosomen. Der Prozeß ist für *Lacerta muralis* auf den Fig. 33, 34 und 25, für *Bombinator pachypus* auf Fig. 15 und 16 dargestellt. Die Chromosomenschleifen wenden sich jetzt mit ihren Winkeln den Polen zu (Fig. 15 *ks*), und in dieser Lage entfernen sich die beiden Tochtersterne voneinander (Fig. 34). Ich erhielt manchmal den Eindruck, daß die Chromosomen zu dieser Zeit wieder länger würden (Fig. 15 *ks*), um bei der Annäherung an den Centralkörper (Fig. 16) sich von neuem zu verkürzen. Durch die Annahme eines passiven Auseinanderziehens der Chromosomen seitens der Spindelfasern ließe sich diese nochmalige Ausdehnung der Chromosomen eventuell erklären.

Es gelingt manchmal, auch in den Tochtersternen, ein kleines ovales Kernsegment aufzufinden, welches auf Fig. 16 (ks^1) etwa in der Mitte der chromatischen Sternfigur, neben dem Centralkörper liegt.

Zwischen den auseinanderweichenden Chromosomen bilden sich die sog. Verbindungsfäden (Fig. 16, 34 *Vf*), die bei *Bombinator* in der äquatorialen Ebene Verdickungen zeigen (Fig. 16).

An einigen Zellen bemerke ich schon auf diesem Stadium eine schwache einseitige Einbuchtung der Knorpelgrundsubstanz in die Zelle (Fig. 16 rechts).

Die Strahlen der Attraktionssphäre werden nun undeutlicher und verschwinden allmählich bei der Annäherung der Tochterchromosomengruppen an die Centralkörper.

4. Telophase.

In der letzten Phase der mitotischen Kernteilung unterscheidet man gewöhnlich zwei parallel verlaufende Prozesse: Die Rekonstruktion der Tochterkerne und die Bildung der Scheidewand.

Digitized by Google

a. Das erste Stadium der Kernrekonstruktion war auf manchen meiner Präparate durch ein mehr oder weniger vollständiges Zusammenschmelzen der Tochterchromosomen charakterisiert (Fig. 17, 37, 38). Nachdem aber schon Flemming (82, S. 238—40) den Nachweis erbracht hat, daß es sich hier um keine wirkliche Verschmelzung handelt, und da auf einigen meiner Präparate (Fig. 36, 40 *TN*) die Chromosomenmasse keinen einheitlichen Klumpen bildet, so möchte ich ebenfalls annehmen, daß die Kernsegmente auf diesem Stadium nur in eine sehr nahe Berührung treten, was bei Verwendung gewisser Reagenzien ihre Verschmelzung bedingt. Eigenartig ist dabei eine Tatsache, welche ich bei *Bombinator* beobachtete. Hier treten nämlich je zwei Tochterchromosome miteinander in innigere Berührung, als mit den andern. Demzufolge unterscheidet man in jedem sich neubildenden Kerne gewöhnlich drei Abschnitte. Auf Fig. 17 bemerkt man in jedem Tochterkern nur zwei solche Abschnitte, weil der dritte etwas tiefer gelegen ist. Die untere Zelle der Fig. 19 (*TN*) zeigt die drei Kernabschnitte ziemlich deutlich; am besten sind sie aber dann zu sehen, wenn sie durch irgend eine mechanische Wirkung (Mikrotommesserdruck) etwas auseinandergerissen sind, wie es auf Fig. 19 (*TN*) in der oberen Zelle dargestellt ist. Beim Betrachten eines sich rekonstruierenden Tochterkernes von der Polseite (Fig. 18 *TN*), kann man ebenfalls zwölf Schleifenenden zählen, von denen je vier eine von den übrigen mehr oder weniger abgesonderte Gruppe bilden. Auf demselben Stadium nimmt das Cytoplasma eine deutlich strahlige Anordnung um den Tochterkern an (Fig. 18 *P*).

In jedem der drei Abschnitte eines Tochterkernes bemerke ich eine kleine Vacuole (Fig. 17 *vc*), die allmählich wächst (Fig. 19 *vc*) und schließlich sich zu einem Hohlraum ausbildet, welcher von den inzwischen in das Knäuelstadium übergegangenen Tochterkernsegmenten umgeben wird (Fig. 20 *TN*). Hier ist die Dreiteiligkeit des Kernes noch ganz deutlich erhalten. Die beiden Kerne der Fig. 20 sehen auf dem Schnitte ganz gleich aus; ich habe den oberen Kern bei einer höheren, den unteren bei einer tieferen Tubuseinstellung gezeichnet, um die drei Teile möglichst klar zum Ausdruck zu bringen. In den späteren Stadien der Kernrekonstruktion sind Spuren der Dreiteiligkeit ebenfalls zu bemerken (Fig. 21); sie verschwinden erst bei Kernen, wo die Bildung der Chromatinkörnchen bereits angefangen hat (Fig. 22).

Mir sind keine bestimmten Literaturangaben über eine solche Mehrteiligkeit der sich rekonstruierenden Tochterkerne in den Gewebszellen von Amphibien bekannt. Ein ähnlicher, obgleich mit dem oben geschilderten nicht ganz identischer Prozeß wurde jedoch nicht selten

Digitized by Google

bei den Kernteilungen in verschiedenen Eiern beobachtet. Schon im Jahre 1876 hat Bütschli folgendes darüber mitgeteilt: »Es differenzieren sich«, sagt er: »ursprünglich nicht einer, sondern mehrere kleine Kerne, so namentlich bei *Cucullanus elegans*, ursprünglich auch bei *Nephelis* und vielleicht auch bei den Schnecken. Eine genaue Feststellung der ersten Momente dieses Vorganges ließ sich bis jetzt durch Beobachtung nicht gewinnen. Man kann sich die Sache so vorstellen, daß die Elemente der Kernplatte sich nicht zu einem gemeinsamen Körper, sondern zu mehreren vereinigen, von welchen dann jeder für sich zu einem bläschenförmigen Kern sich differenziert. Bei *Nephelis* haben diese Kernchen nur sehr kurze Zeit eine gesonderte Existenz, indem sie sehr bald verschmelzen; bei *Cucullanus* hingegen vereinigen sie sich erst relativ spät und nachdem sie bedeutend herangewachsen sind, zu einem Kern« (76, S. 197).

In neuerer Zeit beschreibt auch Wilson (00, S. 71), daß in den Furchungseiern von *Toxopneustes* jedes Chromosom bei der Kernrekonstruktion ein hohles Bläschen bildet, und daß diese Bläschen sich später sämtlich zu einem Tochterkern vereinigen.

Die oben von mir beschriebenen kurzen Kernsegmente sind im Prozesse der Kernrekonstruktion, wo die Chromosomen sehr nah aneinander liegen, nur selten sichtbar. Daß aber diese Gebilde den Tochterkernen nicht fehlen, daß also in jeden Tochterkern ein kurzes Segment übergegangen ist, beweisen am besten Polansichten der Tochterkerne (Fig. 18 *TN*). Hier liegt das ovale Körperchen (ks^1), ebenso wie in der Anaphase, etwa in der Mitte zwischen den übrigen Kernsegmenten. Im Knäuelstadium des Tochterkernes bemerke ich dasselbe Körperchen wieder in der Mitte zwischen den drei Kernabschnitten (Fig. 20 *n*). Hier scheint es in seinem Umfange etwas vergrößert zu sein. Das Studium der weiteren Stadien der Kernrekonstruktion (Fig. 21, 22, 23) überzeugte mich, daß dies Körperchen, dessen Entstehen aus dem Nucleolus und der achromatischen Kernsubstanz ich schon früher für höchstwahrscheinlich erklärt habe, sich wieder in den Nucleolus (*n*) umwandelt. Seine längliche Gestalt (Fig. 21 *n*) wird kugelig (Fig. 22 *n*), und in seinem Innern bildet sich eine Vacuole (Fig. 23 *n*). In dem bereits fertigen Tochterkern von *Lacerta muralis* finde ich gewöhnlich auch ein deutliches Kernkörperchen (Fig. 42 *n*).

An dieser Stelle möchte ich noch einer Erscheinung im Verlaufe der Kernrekonstruktion gedenken, die auch von H. Rabl (95) ausführlich beschrieben wurde. Es ist dies die Bildung der sog. Nebenkerne. In den Epithelzellen der *Salamandra*-Larve stammen sie nach

Digitized by Google

Rabl von aberranten Chromosomenschleifen oder aus Teilen derselben, welche beim Aufbau der Tochterkerne nicht verbraucht wurden. In den Knorpelzellen dagegen hat Rabl die Bildung der Nebenkerne nur durch Knospung des Zellkernes beobachtet. Eine solche Knospung stellt eine Art der amitotischen Kernteilung dar, wobei die Teilungsprodukte jedoch in ihrer Größe voneinander sehr verschieden sind.

In den Knorpelzellen der *Bombinator*-Larve habe ich folgende Erscheinung beobachtet, deren wesentliche Momente oft in einer und derselben Zelle zu verfolgen sind. In dem Stadium des Tochterknäuels nämlich, auf welchem die Chromosomen sich an der Oberfläche des neuen Kernes anordnen, ragt manchmal ein Schleifenende über diese Oberfläche hervor (Fig. 20 untere Zelle rechts). An andern Stellen beobachtet man, daß solche Chromosomenpartikelchen vom Kern abgetrennt werden (dieselbe Zelle links *NN*), und ferner, daß sie in Bläschen mit dünnen Wänden und einigen feinen Körnchen in der Mitte umgewandelt werden (Fig. 20 obere Zelle *NN*). Das sind die Nebenkerne, welche in den Knorpelzellen von *Bombinator* nicht durch direkte Knospung, wie H. Rabl meint, sondern im Laufe der mitotischen Kernteilung gebildet werden können. Sie sind durch ihre intensive Tinktionsfähigkeit mit Kernfarbstoffen von andern Plasmaeinschlüssen sofort zu unterscheiden. In einer und derselben Knorpelzelle liegen manchmal mehrere solche Nebenkerne zusammen; auch können sie bedeutend größer sein, als ich auf Fig. 20 (*NN*) dargestellt habe.

In bezug auf die Bildung der Kernmembran hat Schleicher (79, S. 281) beobachtet, daß die Chromosomenschleifen bei diesem Prozesse eine gewisse Rolle spielen. Die Bildung der Kernmembran aus chromatischen Fäden wird auch von Strasburger (06, S. 22) angenommen. Bei der Rekonstruktion der Kerne von *Bombinator pachypus* finde ich, wie früher gesagt, daß die Tochterchromosomen zuerst ganz dicht aneinander liegen. Infolge des Anwachsens der drei Kernvacuolen werden die Chromosomen jedes der drei Kernabschnitte ausgedehnt und auseinander gedrängt, was zur Bildung des Tochterknäuels führt. Schon auf diesem Stadium bemerkte ich die erste Anlage der Kernmembran, welche hier zwischen den Knäuelfäden ausgespannt wird (Fig. 20 obere Zelle und Fig. 21 *m*). Dieser Umstand legt mir die Annahme nahe, daß die Kernmembran eine dünne Schicht der chromatischen Substanz darstellt, welche beim Auseinanderweichen der Knäuelfäden zwischen denselben bleibt. Meine Beobachtungen an ruhenden Zellkernen, wo die Membran eine vom Zellplasma ganz abweichende tinktorielle Beschaffenheit zeigte (Fig. 73 *m*), ebenso wie diejenigen an Anfangsstadien der

Caryokinese, wo sie in Chromatinkörnchen zu zerfallen schien, stehen mit obiger Auffassung in Übereinstimmung.

Der Vollständigkeit wegen sei hier noch bemerkt, daß der Centralkörper und die Attraktionssphäre, welche beim Beginn der Kernrekonstruktion noch deutlich zu sehen waren (Fig. 19 *ck*, *sph*), im Laufe der letzteren immer undeutlicher werden (Fig. 20 *ck*). Nach Beendigung der Kernrekonstruktion erscheinen sie in Form eines stark färbbaren Körperchens, welches in einem Klumpen dunkleren Protoplasmas liegt (Fig. 23 *ck*, *sph*).

b. Die Bildung der Scheidewand zwischen den Tochterzellen verläuft im Knorpel der beiden von mir näher untersuchten Species verschieden. Bei *Bombinator pachypus* erfolgt die Zellteilung mittels einer Zellplatte, ähnlich dem, was zuerst von STRASBURGER an pflanzlichen Objekten beobachtet und nachher von HOFFMANN und andern auch bei manchen tierischen Formen festgestellt wurde. Die erste Anlage einer Zellplatte findet man auf dem Stadium, wo die Tochterchromosomen auseinander gewichen sind (Fig. 16), in Form von Verdickungen an den mittleren Partien der Verbindungsfasern (*Vf*). Durch gegenseitige Verschmelzung dieser Verdickungen entsteht die sog. Spindelplatte (HOFFMANN, 98, S. 395), welche nachher durch peripherisches Wachstum, oder nach HOFFMANN durch das Hinzufügen einer Cytoplasmaplatte zu einer die beiden Tochterzellen vollständig trennenden Zellplatte (Fig. 17, 19 *Schw*) sich entwickelt. Die Bildung der Zellengrenze schreitet hier also vom Centrum zur Peripherie fort. Das Wachstum der Scheidewand in umgekehrter Richtung, d. h. von der Peripherie zum Centrum, beobachten wir dagegen in Knorpelzellen von *Lacerta muralis*. Der Prozeß der Zellteilung verläuft hier folgendermaßen: Auf dem Stadium, wo die Tochterchromosomen den Spindelpolen genähert sind, breiten sich die Verbindungsfasern so stark aus, daß sie in der äquatorialen Zellebene mit den seitlichen Zellwänden in Berührung treten. Bei Oberflächenbetrachtung einer solchen Zelle (Fig. 36) sieht man, daß die Verbindungsfasern (*Vf*) in der ganzen Breite der Zelle regelmäßig verlaufen. Wenn man dagegen den Tubus etwas senkt, d. h. auf die Mittelebene der Zelle einstellt (Fig. 38), so bekommt man das Bild eines großen vacuolenartigen Raumes (*vcl*), welcher beiderseits von Verbindungsfasern umgeben ist. Sowohl die im Sublimat als auch die in HERMANNscher Flüssigkeit konservierten Schnitte zeigten die Vacuole mit gleicher Deutlichkeit. Dieser Umstand, ebenso wie das Fehlen irgendwelcher Vacuolen zwischen den Verbindungsfasern andrer,

Digitized by Google

ähnlich fixierter Tierformen (z. B. *Bombinator pachypus*), dürften beweisen, daß es sich hier nicht um Kunstprodukte handelt.

Die Vacuole wird auf späteren Stadien allmählich schmäler, wobei die sie umgebenden Verbindungsfasern, welche früher mit der Zellwand in Berührung standen, sich jetzt von dieser mehr und mehr entfernen. Bei ihrer Ablösung bleibt jedoch zwischen der Zellwand und den Fasern eine ringförmige Verbindungsplatte (Fig. 37, 39), welche entsprechend dem weiteren Zusammenziehen der Vacuole mehr und mehr centralwärts wächst und schließlich die Mutterzelle in zwei Abschnitte teilt (Fig. 40, 41 *Schw*). Auf dem Stadium, wo die Verbindungsfasern in der Zellteilungsebene X-förmig eingeschnürt sind (Fig. 40, 41), bilden sie in dieser Ebene das dunkel färbbare, sog. Flemmingsche Zwischenkörperchen. Nachher werden sowohl dieses Körperchen als auch die Verbindungsfasern undeutlich; die Zellgrenze erscheint zu dieser Zeit vollständig ausgebildet (Fig. 42 *Schw*).

5. Bemerkungen zur Frage über die Bedeutung der Nucleolen.

Die äußerst mannigfaltigen Angaben der Autoren über die Bedeutung der Nucleolen sind von Haecker (99, S. 114—118) in drei Gruppen eingeteilt worden. Die Angaben der ersten Gruppe bezeichnet Haecker mit dem Namen Transportationstheorie, »da nach derselben die Substanz der Nucleolen zu Beginn der Teilung auf die sich bildenden Chromosomen übertragen und bei der Rekonstruktion der Tochterkerne den Tochterschleifen wieder entnommen wird«. Daß diese Theorie nicht allgemein gültig sein kann, folgt nach Haecker aus folgenden zwei Umständen. Erstens sind die Färbungsreaktionen, durch welche diese Theorie bewiesen werden soll, bei manchen Objekten »nicht oder wenigstens nicht rein und entscheidend ausgefallen.« Zweitens existieren Beispiele (*Aequorea, Myzostoma* u. a.), »in denen der Nucleolus noch während des ganzen Teilungsaktes und geraume Zeit später in beinahe unverändertem Zustand erhalten bleibt«.

Eine andre Gruppe von Erscheinungen, vorwiegend bei pflanzlichen Objekten, hat Strasburger zur Aufstellung einer Reservestofftheorie geführt. Strasburger »nimmt auf Grund zeitlicher Beziehungen zwischen dem Schwund der Nucleolen und dem Auftreten der Spindelfasern und anderseits zwischen der Abnahme der Färbbarkeit des ‚Kinoplasmas‘ und dem Wiederauftreten der Nucleolen an, daß die Nucleolarsubstanz einen Reservestoff repräsentiert, aus dem das Kinoplasma nach Bedarf schöpft und durch dessen Aufnahme seine Tätigkeit erhöht wird« (Haecker, 99, S. 116). Gegen eine solche

Theorie kann man jedoch, nach HAECKER, eine Reihe von Beispielen anführen, wo die Nucleolarsubstanz neben einer ausgebildeten Spindel »in beinahe unverminderter Masse fortbesteht.«

Diesen beiden Theorien gegenüber stellt HAECKER seine Kernsecrettheorie auf, welcher er eine allgemeine Bedeutung zuschreiben möchte. Nach dieser Theorie sind die Nucleolen »Abspaltungsprodukt oder Zwischenprodukt des Stoffwechsels, welches während der vegetativen Tätigkeit der Zelle und des Kernes in oder an den chromatischen Balken und Fäden zur Abscheidung gelangt und noch während der Kernruhe oder zu Beginn der Mitose als eine Art Secret aus dem Kernraum entfernt wird«.

Zu einer mit HAECKER übereinstimmenden Auffassung gelangt in der neueren Zeit auch ROHDE (03, S. 620), nach dessen Meinung »der Hauptnucleolus der uninucleolären Zellen offenbar ein dem Zellkörper und Zellkern gleichwertiges Organ der Zelle von wahrscheinlich vorwiegend secretorischer Funktion« darstellt. Auch MONTGOMERY (99, S. 536) vermutet, daß der Nucleolus »in intimate connection with the phenomena of nutrition of the nucleus« steht.

Anderseits bezweifelt WILSON (00, S. 128, 130) die Richtigkeit der Kernsecrettheorie, indem er mehr zu Deutung der Nucleolen als einer Reserveansammlung gewisser Stoffe geneigt ist. Ebenso zeigt EISEN, daß sowohl »Lininoplaste« oder echte Nucleolen als auch »Chromoplaste« (Chromatinnucleoli) Vorratsstoffe »storage reservoir«, darstellen, die ersteren für Linin-, die zweiten für Chromatinkörnchen (99, S. 134).

Meine eignen Untersuchungen über die Kernkörperchen beziehen sich, wie schon früher gesagt, fast ausschließlich auf die Knorpelzellen von *Bombinator*-Larven. Die Kerne dieser Zellen sind, nach ROHDES Nomenklatur uninucleolär und enthalten keine Nebennucleolen, so daß meine folgenden Auseinandersetzungen nur die sog. Hauptnucleolen betreffen.

Zuerst möchte ich bemerken, daß ich an diesen Kernkörperchen keine Bilder beobachtet habe, die im Sinne einer Secretionstätigkeit aufgefaßt werden konnten. In ganz jungen, eben ausgebildeten Tochterkernen (Fig. 21, 22 *n*) sind die Nucleolen beinah so groß wie in den ruhenden und sich zur Teilung anschickenden Kernen (Fig. 1—8 *n*). Handelte es sich hier um ein Abspaltungsprodukt, so sollten die Kernkörperchen zuerst als ganz winzige Gebilde auftreten und in der Zeit zwischen zwei Kernteilungen allmählich in ihrer Größe zunehmen. Anderseits finde ich auch nie die von ROHDE beschriebenen Bilder des Austretens eines Nucleolus aus dem ruhenden Kern. Ich begegnete

Digitized by Google

allerdings einigen Fällen, wo der Nucleolus außerhalb des Kernes lag; man kann sich aber in solchen Fällen ohne Schwierigkeit überzeugen, daß der Kern beim Schneiden beschädigt und der Nucleolus, ebenso wie einige Chromatinkörnchen durch das Mikrotommesser aus dem Kern gewaltsam entfernt worden sind.

Wie wir aus der von mir gegebenen Beschreibung des Baues von ruhenden und sich mitotisch teilenden Kernen ersehen konnten, stehen die Nucleolen überall in naher Beziehung zu der achromatischen Kernsubstanz. Die Färbungsversuche mit Jodgrün-Säurefuchsin, die sowohl von früheren Autoren als auch mit Tritonen- und Froschzellkernen von mir selbst gemacht wurden, bestätigen diese Auffassung. Im Gegensatz zu den grün gefärbten Chromatinkörnchen erscheinen dabei die Nucleolen und das achromatische Netz rötlich gefärbt. Diese Doppelfärbung konnte ich allerdings beim Studium der caryokinetischen Figuren der *Bombinator*-Larve nicht anwenden, weil mir ausschließlich mit HERMANNscher Flüssigkeit konserviertes Material zur Verfügung stand[1]. Die Beobachtungen ROHDES (03) und andrer Forscher zeigen jedoch, daß die chemische Zusammensetzung und damit auch die Affinität zu sauren und basischen Farbmitteln in den Bestandteilen des Kernes veränderlich sind, so daß die Färbungsreaktionen für die Beurteilung der Natur dieser Bestandteile nicht ausschlaggebend sind. Ebenso lehren die Beobachtungen von R. HERTWIG (98, 99) an *Actinosphaerium*, »daß zwischen Plastin- und Chromatinnucleoli gar keine scharfe Grenze existiert. Je mehr erstere Chromatin aufstapeln, um so mehr nehmen sie die Charaktere der letzteren an, und umgekehrt, je mehr letztere Chromatin abgeben, um so mehr werden sie ersteren ähnlich (99, S. 714).

Deswegen halte ich mich für berechtigt, einige Vermutungen über die Bedeutung des Hauptnucleolus, der nach R. HERTWIG als Plastinnucleolus bezeichnet werden soll, auf Grund meiner Safranin- und Hämatoxylinpräparate auszusprechen. Dieser Nucleolus stellt ein sich selbständig durch Teilung vermehrendes Kernelement dar. Seine nahe Beziehung zu der achromatischen Kernsubstanz äußert sich darin, daß er im ruhenden Kern einen Punkt (oder zwei Punkte) bildet, um welchen diese Substanz in Form von radiären, sich verästelten Ausläufern angeordnet wird. Bei Beginn der Kernteilung vereinigt er sich mit

[1] Meine Versuche, die in HERMANNscher Flüssigkeit konservierten und mit Safranin gefärbten Schnitte noch mit Gentianaviolett nachzufärben, haben auch keine ausgesprochen differente Bilder der Kernbestandteile geliefert.

Digitized by Google

derselben Substanz[1] zur Bildung eines Balkenwerkes im Innern des Knäuels, aus welchem später zwei kurze Kernsegmente sich bilden. Bei der Kernrekonstruktion wird vermutlich achromatische Substanz in Form eines Netzes vom Nucleolus (oder richtiger vom kurzen Kernsegment) von neuem entwickelt. Die aus dem Zerfall der Chromosomen hervorgehenden Chromatinkörnchen zerteilen sich dann in diesem Netz.

Einer solchen Auffassung des Nucleolus als eines Centralpunktes der achromatischen Kernsubstanz widerspricht, meiner Ansicht nach, in keiner Weise auch die Tatsache, daß die Zellkerne einiger andrer Tierformen mehrere Hauptnucleoli enthalten. In solchen Fällen besteht die achromatische Kernsubstanz aus einigen Regionen, deren jede um einen besonderen Mittelpunkt (Nucleolus) orientiert ist.

Was die exzentrische Lage des Kernkörperchens angeht, so kann diese vielleicht mit der Polarität der Zelle in Zusammenhang gebracht werden. Mein Untersuchungsmaterial war jedenfalls zu gering, um eine solche Tatsache fest zu begründen, ich habe aber oft ruhende Kerne beobachtet (Fig. 23 untere Zelle), in welchen der Nucleolus dem Centralkörper sehr nahe in der »organischen Achse der Zelle« HEIDENHAINS (d. h. in der Linie, die durch die Mitte des Microcentrums und des Kernes hindurchgeht) lag. Diese Erscheinung ist natürlich nicht immer zu beobachten, weil man selten eine entsprechende Lage des Kernes trifft; ich habe aber wenigstens keine dieser Deutung vollständig widersprechenden Bilder gefunden. Die Stadien mit geteilten Nucleolen und Centralkörper (Fig. 10, 73) zeigen auch eine mehr oder weniger regelmäßig zusammenhängende Anordnung dieser Gebilde.

In bezug auf die chromatische Kernsubstanz möchte ich bemerken, daß meine obigen Auseinandersetzungen mit der BOVERIschen (04) Theorie der Chromosomenindividualität nicht im Einklang sind, dagegen mit den Ansichten von O. HERTWIG und WILSON in Übereinstimmung gebracht werden können, nach denen die Chromosomen keine selbständigen Individuen, sondern nur Gruppen von unzähligen kleinen Chromatinkörnchen sind, welchen letzteren allein der Wert der Individuen zukommt (O. HERTWIG, 06, S. 208). Die regelmäßige Verteilung der Chromatinkörnchen in die Kernsegmente, ebenso wie die konstante Zahl der letzteren, könnten, meiner Ansicht nach, durch

[1] Oder wenigstens mit einem Teile dieser Substanz, insofern sie auch in dem Aufbau der Chromosomen als Kittmasse für die Chromatinkörnchen verwendet wird.

Digitized by Google

eine bestimmte Anordnung der achromatischen Kernsubstanz um die Nucleolen erklärt werden.

V. Direkte Kernteilung.

In seinen theoretischen und experimentellen Beiträgen zur Kenntnis der Amitose unterscheidet WASIELEWSKI (03, 04) zwei verschiedene Modi dieser Kernteilung. Der erste Modus, welchen er Diaspase oder Distraktion nennt, »beginnt nach Teilung des Nucleolus mit einer Anhäufung der Kernsubstanz in zwei einander gegenüberliegenden Seiten des Kernes, gleichzeitig entfernen sich diese Partien voneinander, so daß der Kern zu einem allgemein als hantelförmig bezeichneten Gebilde sich umwandelt. Indem die Verbindungsbrücke immer schmäler wird, reißt sie endlich durch, und die Tochterkerne sind isoliert«. Der zweite Modus (Diatmese oder Dissektion) besteht darin, daß der zuerst etwas gestreckte Kern sich ungefähr senkrecht zu seiner Längsachse schnürt (03, S. 400, 1). Diese beiden Bilder der direkten Kernteilung beobachtete ich auch im Knorpel. Die Bilder des ersten Modus dominieren gewöhnlich an der Oberfläche des Knorpels und im Perichondrium (Fig. 45, 53—58), die des zweiten Modus im Innern des Knorpels (Fig. 48—50, 61 *N*). Man findet aber außerdem so zahlreiche Übergangsstufen zwischen beiden Formen, daß ich es kaum für berechtigt halte, sie als zwei verschiedenartige Prozesse zu unterscheiden.

Die Bilder der direkten Kernteilung sind in allen von mir untersuchten älteren Knorpeln zu finden. Beim Studium solcher Bilder muß man natürlich nicht außer acht lassen, wie auch FLEMMING (82, S. 150, 1) bemerkt hat, daß nicht jeder eingeschnürte Kern als Teilungsstadium aufgefaßt werden darf.

Im Perichondrium, wo die Grenzen der Zellen bei gewöhnlichen Färbungsmethoden nicht unterscheidbar sind, kann das Vorhandensein allmählicher Übergänge von einem in die Länge ausgezogenen (Fig. 58) oder biskuitförmigen (Fig. 57) zu einem fast ganz geteilten (Fig. 54, 55) Kern und endlich zu zwei nebeneinander liegenden Kernen (Fig. 51) zur Überzeugung führen, daß es sich hier um wirkliche Amitosen, und nicht bloß um polymorphe Kerne handelt. Charakteristisch ist in manchen Fällen die längsfaserige Struktur des Zwischenstückes (Fig. 56, 57), welche dem betreffenden Kern eine auffallende (jedoch nur scheinbare) Ähnlichkeit mit einem gewissen Stadium des mitotisch sich teilenden Micronucleus von *Paramaecium* verleiht. Auf dem Stadium, wo die Verbindungsbrücke zwischen beiden angeschwollenen Kernenden ganz schmal geworden ist, erscheint die gewöhnlich gleichmäßig dicke

Kernmembran sehr fein (Fig. 55), was jedenfalls als Zeichen eines nahe bevorstehenden Kernzerfalles betrachtet werden kann.

Die Kernkörperchen, deren Teilung nach dem alten REMAKschen (58, S. 183) Schema der Kernteilung vorangeht, sind in den meisten von mir gesehenen biskuitförmigen (uninucleolären) Kernen in Zweizahl vorhanden, je ein Kernkörperchen in jedem Kernende (Fig. 56, 57). Ich kann jedoch der Angabe von WASIELEWSKI (03, S. 399), daß das erste Kennzeichen eines sich zur amitotischen Teilung anschickenden Kernes in einer Verdoppelung des Nucleolus besteht, nicht beistimmen, da ich in vielen Fällen ausgesprochen hantelförmige Kerne mit einem einzigen Nucleolus (Fig. 58), in andern die Verdoppelung des Nucleolus in ziemlich fortgeschrittenen Stadien der direkten Kernteilung (Fig. 53, 54 *n*) beobachte.

Beim Studium der Amitosen im Innern des Knorpels kann man auch die verschiedensten Formen, nur wenig ausgebuchtete (Fig. 46, 47 *N*) bis zu vollständig durchgeschnürten Kernen auffinden (Fig. 48 bis 51 *N*). Eine weitere, ganz sichere Garantie dafür, daß wir es hier mit echten Amitosen zu tun haben, bietet das Auftreten der Zellenscheidewand auf dem Stadium, wo der Kern noch nicht gänzlich geteilt ist. Diese Scheidewand wird, entsprechend der mehr oder weniger deutlich ausgesprochenen U-förmigen Gestalt des Teilungskernes, immer einseitig angelegt. Man sieht das natürlich am deutlichsten auf Profilbildern durch die sich teilenden Zellen (Fig. 46 *Schw*); jedoch auch in den Zellen, welche in einer andern Lage sich befinden (Fig. 50 *Schw*), kann man die Anlage der Scheidewand über dem noch nicht ganz durchgeschnürten Kern (*N*) beobachten. Die erste Anlage dieser Wand, oder richtiger der Grenze zwischen den Tochterzellen, ist gewöhnlich rein protoplasmatisch (Fig. 46, 50 *Schw*); erst nachträglich beginnt in ihr, wie ich später genauer schildern werde, die Ausscheidung der Knorpelgrundsubstanz (Fig. 47, 48 *Kschw*).

Bei solchen Amitosen verlaufen manchmal die beiden Prozesse, Kern- und Zellteilung, parallel miteinander (Fig. 46—49), in andern Fällen tritt die erste Anlage der Scheidewand erst auf, wenn der Kern schon beinahe durchgeschnürt ist. Fig. 62 zeigt ein solches Beispiel, wo die beiden späteren fast vollständig voneinander getrennten Tochterkerne (*N*) sich sogar schon zu einer neuen Amitose anzuschicken scheinen. In noch weiteren Fällen unterbleibt die Bildung der Scheidewand überhaupt, und auf diese Weise entstehen die im Knorpel so oft beschriebenen zwei- und mehrkernigen Zellen (Fig. 27, 51). Ich habe in Knorpelanlagen, wo die Zellteilung ausschließlich durch Caryokinese

vor sich geht, solche Zellen niemals beobachtet, anderseits habe ich keinen einzigen Fall gefunden, wo die mitotische Kernteilung sich ohne Scheidewandbildung vollzieht, so daß ich den Schluß für berechtigt halte, daß mehrkernige Zellen des Knorpels nur auf dem Wege der direkten Kernteilung zustande kommen.

VI. Beziehungen zwischen der direkten und indirekten Kernteilung im Knorpel.

Nachdem das Vorkommen der Caryokinese in den meisten tierischen Geweben festgestellt wurde (etwa im Anfang der achtziger Jahre), hat man angefangen, die funktionelle Bedeutung der direkten, früher für einzig möglich gehaltenen Kernteilung mehr und mehr in Abrede zu stellen. Ziegler behauptete im Jahre 1891, »daß die amitotische Kernteilung stets das Ende der Reihe der Teilungen andeutet« (S. 374), und vom Rath äußerte sich noch energischer, indem er schreibt: »Wenn einmal eine Zelle direkte Kernteilung erfahren hat, so ist damit ihr Todesurteil gesprochen, sie kann sich zwar noch einige Male direkt teilen, geht dann aber bald unfehlbar zugrunde. Es ist nicht wohl denkbar, daß Zellkerne, die sich einmal amitotisch geteilt haben, sich nachher wieder mitotisch teilen sollen« (91, S. 331). Einer ähnlichen Ansicht begegnen wir in der jüngsten Zeit auch bei Boveri, nach welchem eine direkte Kernteilung nur bei Zellen vorkommt, die »sich nur noch zu solchen ihresgleichen vermehren und nur transitorische Bedeutung haben« (04, S. 101).

Zu einer ganz andern Vorstellung über die Bedeutung der Amitose ist man auf Grund von Experimenten über künstliche Hervorrufung dieses Teilungsmodus, sowie einiger andrer Beobachtungen der neueren Zeit gekommen.

Zuerst hat Gerassimow (92, S. 112, 3) gefunden, daß der Einfluß der Kälte auf *Spirogyra*-Kerne die mitotischen Teilungen der letzteren hemmt, und daß dabei die Kerne zuweilen direkt durch eine einfache Durchschnürung sich zu vermehren beginnen.

Die Versuche von Nathanson (00) an *Spirogyra* und von Wasielewski (03, 04) an einigen höheren Pflanzen haben gezeigt, daß in den Zellen, deren Vermehrung vorher auf indirektem Wege geschah, unter der Einwirkung verschiedener Narcotica, Äther, Chloral, Chloroform u. a., ebenfalls Amitosen auftreten. Nach einem späteren Rückversetzen der Objekte in normale Bedingungen sollen in denselben Zellen wieder mitotische Teilungsfiguren gebildet werden. Deswegen meint Wasielewski, daß die Amitose keine Senilitäts- und

Degenerationserscheinung sei, da »Degeneration auch nach mitotischer Teilung eintreten kann und nach amitotischer keineswegs einzutreten braucht« (04, S. 586).

Auch Němec, obgleich er die Möglichkeit, amitotische Kernteilungen durch Chloralisierung hervorzurufen, bezweifelt, nimmt doch an, daß solche Teilungen sowohl durch Ätherisation als auch durch Verwundung zuweilen erzielt werden können (04, S. 708).

Auf dem zoologischen Gebiete liegen die Beobachtungen Haeckers (00) vor, der durch 2—3stündige Einwirkung einer 5%iger Ätherlösung auf *Cyclops*-Eier an den Kernen derselben amitosenähnliche Bilder erzeugen konnte. »Nach Aufhebung der Ätherwirkung kehren die Kernteilungen zum normalen mitotischen Typus zurück« (S. 19).

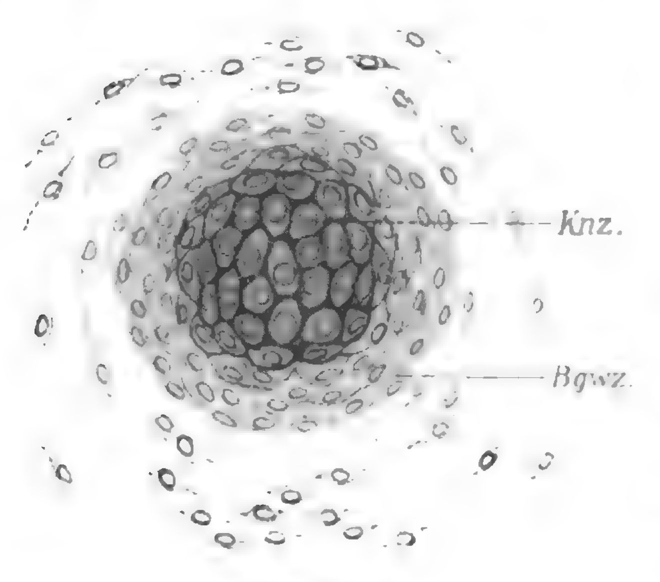
Über sehr interessante Beobachtungen von W. Magnus (00) und K. Shibata (02) berichtet Strasburger in seiner Zusammenstellung über die Ontogenie der Zelle (06). Bei der sog. endotrophischen *Mycorrhiza*, wo die Pilzmycelien im Innern von Wurzelzellen leben, erhalten die letzteren dadurch eine außerordentlich reichliche Nahrung. Dabei teilt sich der Kern der vom Pilz befallenen Zellen wiederholt auf direktem Wege. »Die so entstandenen Kerne verteilen sich gleichmäßig im Mycelknäuel, erhalten amöboide Gestalt und nehmen mit fortschreitender Pilzverdauung, worauf die starke Farbstoffspeicherung hindeutet, an Chromatingehalt zu. Nach beendigter Pilzverdauung verlieren sie ihre Tinktionsfähigkeit und werden wieder rundlich. Die amitotische Teilung darf dabei nicht als rückschrittliche Erscheinung gedeutet werden, sie stellt vielmehr ein schneller zum Ziele führendes Mittel dar, die Zahl der Kerne zu vermehren. Daher die caryokinetische Kernvermehrung unter denselben Umständen auch nicht ausgeschlossen erscheint« (Strasburger 06, S. 81).

In einem ähnlichen Sinne äußert sich auch Klemensiewicz (03, S. 92), indem er sagt, daß »der Unterschied zwischen beiden Teilungsformen hauptsächlich ein gestaltlicher sei und in der Schnelligkeit des Verlaufes seinen Grund zu haben scheine«.

Dieser Reihe der durch verschiedene Reize (thermische, chemische, traumatische, nutritorische) hervorgerufenen Amitosen möchte ich auch die direkte Kernteilung im Knorpel anschließen, wo meiner Ansicht nach die erste Veranlassung zur Amitose von einer mechanischen Ausdehnung der Zelle gegeben wird.

Ich habe schon früher kurz erwähnt, daß in verschiedenen embryonalen Stadien von *Lacerta muralis* die Verhältnisse zwischen Mitosen und Amitosen verschieden sind. Im Kopfknorpel eines etwa $1^1/_2$ cm

langen (vom Mund bis zum Schwanzende) Embryo finde ich sehr viele mitotische Teilungsfiguren. Die Amitosen fehlen hier fast vollständig. Nur in seltenen Fällen trifft man hantelförmige Kerne an der Oberfläche der Knorpelanlage. Bei Tieren, deren Länge etwa 2 cm beträgt, sind die caryokinetischen Figuren ebenfalls häufig. Daneben findet man aber auch einige Amitosen, vorwiegend am Rande, höchst selten in der Mitte des Knorpels. Auf dem dritten, von mir untersuchten Stadium (Embryo von $3^1/_2$ cm Länge) sind caryokinetische Bilder im Kopfknorpel sehr selten, amitotische Figuren dagegen überall verbreitet. Handelte es sich hier um Amitosen, als eine Senilitätserscheinung, so sollten wohl die mittleren Knorpelzellen, welche sich früher specifizierten, zuerst zu diesem Teilungsmodus übergehen, und nicht die dem Knorpel neu hinzutretenden oberflächlichen Zellen. Dasselbe sollte ebenfalls gültig sein, wenn die Hypothese von Ziegler (91, S. 376) auch für unsern Fall anwendbar wäre, die Hypothese nämlich, daß bei den Metazoen »die amitotische Kernteilung bei solchen Kernen vorkommt, welche einem ungewöhnlich intensiven Secretions- oder Assimilationsprozeß vorstehen«.

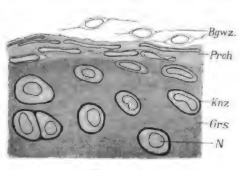


Textfig. 3.

Querschnitt durch den Zungenknorpel von *Lacerta muralis* (Embryo). Vergr. 450. *Bgwz*, Bindegewebszellen; *Knz*, Knorpelzellen.

Die Vergrößerung der Knorpelmasse erfolgt, wie es von mehreren Forschern (Sieveking 92, Studnička 98, Schaffer 01 u. a.) nachgewiesen wurde und wie ich selbst beobachten konnte, sowohl durch intussusceptionelles (Zellteilung) als auch durch appositionelles (Anlagerung der Bindegewebszellen) Wachstum. Auf dem jüngsten Stadium der Knorpelbildung (Textfig. 3), wo die Ausscheidung der Grundsubstanz kaum begonnen hat, wandeln sich die um die Knorpelanlage angehäuften Bindegewebszellen (*Bgwz*) allmählich in Knorpelzellen (*Knz*) um, ohne ein deutliches Perichondrium zu bilden. Auf diesem Stadium bemerkt man weder amitotisch sich teilende Kerne, noch deformierte Zellen. Im Knorpel dagegen, wo die Grundsubstanz schon gebildet ist, und wo die oberflächlichen Bindegewebszellen zu einer besonderen perichondralen Schicht (Textfig. 4 *Prch*) vereinigt sind, treten, zuerst

in dieser oberflächlichen Lage und später immer weiter in der Mitte des Knorpels, direkte Kernteilungen hervor. Die Kerne des Perichondriums sind dabei meist stark in die Länge ausgezogen, wie es die Flächenbilder (Fig. 53—60) zeigen, und außerdem sehr stark abgeplattet, was man auf Querschnitten durch den Knorpel (Textfig. 4 *Prch*) beobachtet. Diese Bilder werden sofort verständlich, wenn wir bedenken, daß die Knorpelmasse im Innern des Knorpels sich sowohl durch Zellteilung als auch durch Ausscheidung der Grundsubstanz vergrößert, d. h. viel rascher wächst als die des Perichondriums, wo noch keine Grundsubstanz gebildet wird. Deswegen wird das Perichondrium zusammengedrückt, bzw. auch tangential gespannt, und zwar so stark, daß viele seiner Kerne unter Verschmelzung ihrer Chromatinkörnchen zugrunde gehen und von der umgebenden Protoplasmamasse resorbiert werden, wie es auf Fig. 60 in verschiedenen Stadien (N^1—N^4) dargestellt ist. Ein solches Verschwinden einzelner Kerne veranlaßt wohl die Nachbarkerne sich noch weiter zu verlängern, was schließlich zum Zerreißen der Kerne, also zu ihrer Teilung auf amitotischem Wege führt (Fig. 55). Manchmal beginnt dabei der Nucleolus erst auf dem Stadium sich zu teilen, wo der Kern schon hantelförmig geworden ist (Fig. 53, 54 *n*). Die Kerne, welche sich auf dem Knäuelstadium befinden, sind hier auch abgeplattet und gelappt (Fig. 59), so daß man nicht selten Bilder trifft, die als Übergangsstufen zwischen direkter und indirekter Kernteilung gedeutet werden können, in Wirklichkeit aber nur unter dem Einfluß der Dehnung deformierte, caryokinetisch sich teilende Kerne darstellen. Solch abgeplattete, vorwiegend amitotisch sich vermehrende Kerne trifft man auch in den oberflächlichen, unter dem Perichondrium liegenden Knorpelzellen. Ihre Amitosen sind offenbar auch durch eine mechanische Dehnung veranlaßt. Das Vorkommen direkter Teilungsfiguren in den tieferen Lagen des älteren Knorpels kann entweder gleichfalls auf ungleiche Wachstumsintensitäten verschiedener



Textfig. 4.
Schnitt durch den Rand des Omosternums von einer jungen *Rana esculenta*. Vergr. 1000. *Bgwz*, Bindegewebszellen; *Grs*, Knorpelgrundsubstanz; *Knz*, Knorpelzelle; *N*, Zellkern; *Prch*, Perichondrium.

Knorpelpartien zurückgeführt werden, oder eventuell auf die Unfähigkeit der sozusagen gewaltsam auseinander gerissenen Tochterkerne sich von neuem caryokinetisch zu teilen. Wäre das letztere zutreffend, so bleibt doch für diejenigen Kerne, welche von vornherein in der Mitte des Knorpels sich befanden (Textfig. 3 *Knz*), wie für solche, die im Perichondrium imstande waren, den Prozeß der Mitose durchzumachen (Fig. 60 *Kn*), die Möglichkeit vorhanden, sich auch im älteren Knorpel caryokinetisch zu vermehren.

Eine andre Auffassung der Bedeutung der abgeplatteten oberflächlichen Knorpelzellen sowie der degenerierenden Kerne hat HAMMAR in seiner Untersuchung über den Gelenkknorpel (94) vorgetragen. Er vermutet nämlich, daß an den Gelenkflächen »eine Abnutzung der Grundsubstanz des Knorpels und eine Zerstörung ihrer cellulären Elemente« stattfinde, wogegen die Regeneration ausschließlich im Innern des Knorpels vor sich gehe (S. 862, 3). Indem er weiter die von ihm in der oberflächlichen Knorpelregion gefundenen gelappten Zellkerne mit den Figuren der direkten Kernteilung, wie solche von FLEMMING in den Leucocyten beschrieben wurden, vergleicht, wirft er folgende Frage auf: »Können nicht diese anscheinend konstanten Kernformen in der Flächenschicht des Knorpels darauf hindeuten, daß die Knorpelzellen einen letzten Teilungsprozeß durchmachen, und zwar durch Fragmentierung, ehe sie in der Gelenkfläche zunächst nach und nach untergehen?« (S. 867).

Eine solche Erklärung, die vielleicht für die Oberfläche eines Gelenkknorpels, der beständigem Druck unterworfen ist, ganz plausibel erscheinen kann, ist, meiner Ansicht nach, auf den embryonalen, erst vor kurzem angelegten Knorpel kaum anwendbar. Hier findet sich kein äußerer Druck auf die Knorpeloberfläche; auch ist in einem so jungen Gewebe die Möglichkeit eines Abnutzungsprozesses kaum denkbar. Außerdem müßten bei der Anwendbarkeit der HAMMARschen Ansicht auf unsre Objekte folgende Bedingungen gelten: 1) eine ausschließlich caryokinetische Kernteilung im Innern des Knorpels, 2) eine ausschließlich amitotische an der Oberfläche und 3) erschiene ein appositionelles Wachstum des Knorpels in diesem Fall ausgeschlossen. Wie wir jedoch schon oben fanden, sind alle diese Bedingungen bei der Entwicklung des von mir untersuchten Knorpels nicht erfüllt. Das gleichzeitig innerliche wie appositionelle Wachstum des Knorpels, das gleichzeitige und gleichörtliche Vorkommen von caryokinetischen und amitotischen Kernteilungsfiguren lassen HAMMARS Ansicht für unsre

Objekte ganz unannehmbar erscheinen, stehen dagegen mit der von mir oben entwickelten Anschauung in guter Übereinstimmung.

Bildung der Kapselscheidewand.

Die Einlagerung der Knorpelgrundsubstanz zwischen die Tochterzellen erfolgt entweder erst zur Zeit, wo die beiden Zellenleiber sich schon voneinander vollständig abgesondert haben (Fig. 20 und 23 *Bombinator*-Larve), oder auf dem Stadium, wo die protoplasmatische Grenze (*Schw*) zwischen den Tochterzellen noch nicht ganz ausgebildet ist, wie es bei den amitotischen Teilungen (Fig. 46, 48, 49, 62) gewöhnlich vorkommt. In den mitotisch sich teilenden Knorpelzellen von *Lacerta muralis*, wo die Bildung der Scheidewand mit dem Zusammenziehen des früher beschriebenen Kernraumes in Verbindung steht, bemerkte ich auch oft (Fig. 39), daß schon auf die erste ringförmige Anlage der Scheidewand eine Einbuchtung der Grundsubstanz (*Kschw*) in diese Scheidewand folgt.

Hinsichtlich der oft diskutierten Frage, ob die Kapselscheidewand in die Zelle einseitig einwächst, oder ob sie sich von Anfang an als eine ringförmige Platte bildet, halte ich sowohl das eine als auch das andre für möglich. Den ersteren, viel häufigeren Fall finde ich gewöhnlich bei allen sich direkt teilenden Zellen (Fig. 48, 52, 62 *Kschw*) und ebenso bei den mitotisch sich vermehrenden Zellen der *Bombinator*-Larve (Fig. 23 *Kschw*). Zur sicheren Feststellung dieser Verhältnisse sind selbstverständlich genaue Profilbilder der Zellen erforderlich. Die Existenz des zweiten Modus scheint mir bei den caryokinetischen Teilungen von *Lacerta muralis* (Fig. 39 *Kschw*) sehr wahrscheinlich zu sein. In vielen von mir beobachteten Knorpelzellen dieser Eidechse finde ich auf dem Stadium der Tochterkernrekonstruktion eine mehr oder weniger tiefe ringförmige äquatoriale Einschnürung (Fig. 39, 42), welche nach der vollzogenen Kernrekonstruktion weiter centralwärts fortschreitet (Fig. 26 *Kschw*).

Eine junge, einseitig in die Mutterzelle vordringende Grundsubstanzlage ist gleichmäßig dünn (Fig. 48, 52 *Kschw*) oder sieht auf Durchschnitten etwas keilförmig aus (Fig. 23 *Kschw*). Ihr freier Rand ist gewöhnlich scharf, ihre Basis verbreitert, so daß sie ganz allmählich in die übrige Knorpelgrundsubstanz übergeht. Bilder, welche die Grundsubstanz in Form eines breiten Dreiecks in die Zelle vorragend zeigen (Fig. 49), beruhen zum Teil wohl darauf, daß die Scheidewand nicht genau längs, sondern schief zu ihrer Fläche geschnitten wurde. Anderseits finde ich aber auch ganz sichere Beispiele dafür, daß die

Digitized by Google

Knorpelzelle durch das Einwachsen einer recht dicken Grundsubstanzlage geteilt wird (Fig. 45).

Eine interessante Beziehung konnte ich in manchen Zellen zwischen der einseitigen Kapselscheidewand und der Lage des Zellkernes feststellen. Die Kerne der Tochterzellen liegen hier beiderseits ganz nahe an der Scheidewand (Fig. 23, 52 *N*). Dies macht gewissermaßen den Eindruck, als ob solche Scheidewände unter dem direkten Einfluß der Zellkerne angelegt würden und sich nur so weit in die Zelle erstreckten, als dieser Einfluß reicht. HABERLANDT hat ähnliche Bilder in pflanzlichen Geweben beobachtet, und ist dabei zum Schlusse gekommen, daß der Kern »meist in größerer oder geringerer Nähe derjenigen Stelle sich befindet, an welcher das Wachstum am lebhaftesten vor sich geht, oder am längsten andauert. Dies gilt sowohl für das Wachstum der ganzen Zelle als solcher, wie auch speziell für das Dicken- und Flächenwachstum der Zellhaut« (87, S. 98, 9). Durch die Annahme einer näheren Beteiligung des Kernes an der Bildung der knorpeligen Scheidewand erklärte sich erstens die Tatsache, daß diese Scheidewand nicht durch die ganze Zellenbreite auf einmal angelegt wird und zweitens die charakteristische U-förmige Gestalt der amitotisch sich teilenden Kerne. Die beiden noch durch eine Zwischenbrücke miteinander verbundenen Endanschwellungen eines solchen Kernes (Fig. 48, 49, 61 *N*) strecken sich nämlich möglichst nah zur Anlagestelle der Scheidewand, welche auf diese Weise zwischen den beiden Schenkeln des U-förmigen Kernes zur Ausbildung kommt

Es ist mir nicht gelungen, den eigentlichen Prozeß der Kapselwandbildung direkt zu verfolgen. Ich glaube aber, daß die von mir oben beschriebenen, im Protoplasma der Knorpelzellen zerstreuten Kügelchen dabei irgend eine Rolle spielen. Sie sind auf den Schnitten durch jüngere, intensiv wachsende Knorpel besonders zahlreich. SPULER (95) hat schon ähnliche Körnchen beobachtet und meint, daß sie zum Aufbau der Grundsubstanz dienen. »Diese«, sagt er, »würde also in einem bestimmten Organ der Knorpelzelle gebildet, in Form kleiner Körnchen nach außen transportiert und dort abgeschieden, vermutlich verwandeln sich diese Körnchen dann unter Wasseraufnahme in die Grundsubstanz« (95, S. 8). Ähnliche Prozesse sind auch in andern tierischen Geweben beschrieben worden. So besteht der Bildungsprozeß der Chordascheide von Teleostiern nach USSOW darin, »daß in der plasmatischen Schicht eines undifferenzierten Epithels sich Tropfen einer Substanz entwickeln, welche, indem sie zusammenfließen, die (anfänglich) homogene Substanz der faserigen Scheide liefern«

Digitized by Google

(00, S. 18). Ich habe ferner bei einer Phyllopode, *Limnadia lenticularis*, beobachtet, daß die Eischalensubstanz in den sog. Secretzellen des Ovarialepithels in Form kleiner Tröpfchen gebildet wird, welche entweder einzeln, oder nachdem mehrere Tröpfchen einer und derselben Zelle zu einer größeren Secretmasse vereinigt werden, die Zelle verlassen, um an der Oberfläche des Eies sich anzukleben und zur Schale zu vereinigen (05, Fig. 4, 7 *ovs*).

Der Prozeß der Grundsubstanzbildung im Knorpel scheint mir jedoch nicht so einfach zu verlaufen. Abgesehen davon, daß ich eine unmittelbare Anlagerung der Kügelchen an die Grundsubstanz und ihre Verschmelzung mit letzterer niemals sicher beobachten konnte, sprechen gegen die Annahme einer direkten Ausscheidung aus den Knorpelzellen erstens die bedeutende Größe mancher Kügelchen (Fig. 69*b*) und zweitens ihre Färbungsreaktionen. Wie ich schon bei der Beschreibung der ruhenden Knorpelzelle erwähnte, färben sich die Kügelchen bei der Behandlung mit Jodgrün-Säurefuchsin rot, die Grundsubstanz dagegen grün; bei der Behandlung mit Bleu de Lyon und Bismarckbraun unterscheiden sich oft die Kügelchen durch ihre blaue Farbe von der braun gefärbten Grundsubstanz und dem braunen Protoplasma. Da dieses Tinktionsverhalten der Kügelchen auch für das Collagen specifisch ist, und da weiter die Untersuchungen von Mörner, Schmiedeberg und Hansen (siehe Hansen 05, S. 568) eine Zusammensetzung der jungen Knorpelgrundsubtstanz aus 1) einer echt collagenen Masse und 2) Chondroitinschwefelsäureverbindungen mit Eiweißstoffen, »hauptsächlich wohl in der Form von Chondromucoiden« bewiesen haben, so möchte ich annehmen, daß die erwähnten Kügelchen nur eine Reserve des Collagens darstellen, welches zum Aufbau der Grundsubstanz mit einem ebenfalls in der Knorpelzelle sich bildenden Chondromucoid in Verbindung treten soll.

Struktur der Knorpelgrundsubstanz.

I. Literaturangaben.

In den meisten neueren Arbeiten über den hyalinen Knorpel (van der Stricht 87, Spronck 87, Solger 88, Hammar 94, Studnička 97, 98, 05, Schaffer 01, 05, Hansen 05 u. a.) wird in der Grundsubstanz desselben das Vorhandensein einer faserigen oder fibrillären Struktur angenommen. Auf diesen fibrillären Bau werden auch verschiedenartige, von früheren Autoren beschriebene Strukturen zurückgeführt. So faßt z. B. van der Stricht die »Saftkanälchen« von Budge als Fibrillenbündel auf (87, S. 62). Solger (88) betrachtet

jedoch diese Gebilde, ebenso wie die Bubnoffschen »Linien« und die Spinaschen »radiären Bälkchen« als Verdichtungsstreifen, »die allerdings die Folge von Schrumpfungsvorgängen sind«, anderseits aber auf dem Vorhandensein echter feiner Fibrillen in der Grundsubstanz beruhen sollen. Diese Angabe Solgers ist auch von Studnička (05) bestätigt worden. Die typische hyaline Knorpelgrundsubstanz besteht nach Hansen (05, S. 665) »aus zum größten Teile fibrillär differenzierten weißem collagenen Bindegewebe, eingelagert in eine gewöhnlich chondroitinschwefelsäurehaltige amorphe Mischung verschiedener Eiweißstoffe« (Chondromucoide Mörners). Schon van der Stricht (87, S. 51) behauptete, daß die fibrilläre Struktur oft durch die hyaline Substanz maskiert werde. Ebenso können nach Hansen (05, S. 666) die Chondromucoide und die Chondroitinschwefelsäureverbindungen das Collagen des Knorpels mehr oder weniger maskieren und dadurch die fibrilläre Struktur verbergen. In solchen Fällen vermochte Hansen die fibrilläre Struktur durch eine vorsichtige Behandlung seiner Objekte mit schwachen Alkalien hervorzurufen, wobei nach seiner Angabe die Chondroitinschwefelsäure entfernt, bzw. deren Verbindung mit dem Collagen aufgehoben oder gelockert wird.

Abgesehen aber von dem fibrillär differenzierten Collagen nimmt Hansen auch an, daß es in einem amorphen Zustand vorhanden sein könne. »In verschiedenen ganz jungen fötalen Knorpeln,« sagt er, »z. B. denen der Salamanderlarven, gelang es mir nicht, selbst nicht mit den besten optischen Hilfsmitteln und unter den günstigsten Bedingungen in betreff der Färbung, des Lichtes usw., überall in der Grundsubstanz unzweifelhafte Knorpelfibrillen zu gewahren« (05, S. 719). Weiter bemerkt er, daß die Fibrillen, wo sie auf solchen Präparaten wahrzunehmen sind, oft aus Körnchenreihen bestehen. Dieser embryonale, noch wenig differenzierte Knorpel, dessen Untersuchung dem obengenannten Autor so unsichere Resultate geliefert hat, scheint mir jedoch besonders geeignet zu sein zur Aufklärung der primitiven, typischen Grundsubstanzstruktur, von welcher auch die später sich entwickelnden komplizierteren Strukturen abgeleitet werden können. Doch ehe ich zu den Ergebnissen meiner eignen Beobachtungen übergehe, will ich einiger Literaturangaben gedenken, nach denen die Grundsubstanz des Knorpels nicht aus Fibrillen besteht.

Ich bin mit Hansen vollkommen einverstanden, wenn er das Heitzmannsche (72) Netzwerk in der Grundsubstanz für eine Pseudostruktur erklärt. Dieses Netz, welches nach Heitzmann von Verästelungen der radiären Ausläufer der Knorpelzellen herstammen soll, ist

Digitized by Google

zu grob und unregelmäßig, um im Sinne einer später zu beschreibenden Wabenstruktur gedeutet werden zu können.

LEYDIG (85, S. 74) hat beobachtet, daß die Grundsubstanz des jüngeren Knorpels, der in den Ligamenta intervertebralia aus der Halsgegend einer neugeborenen Katze zwischen dem Bindegewebe und dem älteren wirklichen Knorpel sich befindet, eine feinkörnige oder richtiger schwammige Struktur besitzt. Diese Struktur geht auch in die Grundsubstanz des eigentlichen Knorpels über, welche »einstweilen für uns ganz hell und homogen bleibt«. Dadurch ist LEYDIG geneigt »auch die rein homogen erscheinende Natur der Grundsubstanz für eine fein durchbrochene zu halten«.

Eine interessante Bemerkung macht SPULER (95, S. 10) bei seiner Beschreibung des hyalinen Teiles des Arytänoidknorpels von einem jungen Rinde. »Die ganze Grundsubstanz«, sagt er, »ist von einem äußerst zarten und dichten Netzwerk erfüllt. Unmittelbar um die Zellen ist es dichter, bei verschiedenen Zellen verschieden viel.« Da jedoch die Größe der Netzmaschen von SPULER nicht angegeben wird, und seine Arbeit keine Abbildungen enthält, so kann ich nicht beurteilen, ob seine Netze als optischer Ausdruck einer Wabenstruktur betrachtet werden können.

BÜTSCHLI hat in seinen Untersuchungen über Strukturen neben den verschiedenartigsten organischen und anorganischen Objekten auch die Grundsubstanz des hyalinen Rippenknorpels des Kalbes und des Kopfknorpels von *Sepia officinalis* studiert (98, S. 337—344). Die Knorpelstücke wurden dabei allmählich entweder in absoluten Alkohol oder in ein Gemisch von Alkohol und Äther oder in Xylol übergeführt und dann im Vacuum ausgetrocknet. Aus diesen trockenen, kreideweißen Stücken wurden feine Schnitte angefertigt, welche nachher in geschmolzenem, schnell erhärtendem Kanadabalsam eingeschlossen wurden. Die auf solche Weise gefertigten Präparate zeigen in der Knorpelgrundsubstanz eine deutliche feinwabige Struktur, welche »prachtvoll hervortritt, weil die Wabenräumchen von Luft erfüllt und daher viel schwächer lichtbrechend sind als die Gerüstsubstanz«[1]. Die Anordnung der Waben in der Grundsubstanz ist hier entweder eine schief kreuzstreifige, welche BÜTSCHLI auch in den gedehnten Fäden von Gelatine,

[1] Ich brauche hier kaum hervorzuheben, daß ein solches Wabenwerk mit dem von andern Autoren (SCHAFFER 01 u. a.) beschriebenen »Waben- oder Alveolenwerk«, unter welchem ein System der durch dünne Grundsubstanzlamellen voneinander abgesonderten Zellenhöhlen zu verstehen ist, nicht verwechselt werden darf.

Gummi usw., in den Cellulosemembranen und Hornfasern von Spongien beobachtete, oder eine mehr unregelmäßig faserige, wobei die scheinbaren Fasern oft um die Knorpelzellen radiärstrahlig oder konzentrisch orientiert sind. Alle solche Fasern erweisen sich bei genauerer Untersuchung als Züge der aneinander gereihten Wabenräumchen. »Die Grenzschicht der Grundsubstanz gegen die Knorpelzellenhöhle wird«, nach Bütschli, »von einer Lage radiär gerichteter Wabenräumchen gebildet«, welche auf diese Weise eine Art Alveolarsaum bilden und »als die einfachste Andeutung einer sog. Knorpelkapsel angesehen werden dürfen«.

Daß es sich dabei um wirkliche, allseitig abgeschlossene Alveolen und nicht etwa um ein netziges oder schwammiges Gerüst handelt, beweist Bütschli unter andern durch folgendes Experiment. Wenn »ein lufterfülltes, im Vacuum ausgetrocknetes Knorpelstückchen in angeriebene chinesische Tusche gebracht wird, welche bekanntlich aus ungemein feinen Partikelchen besteht, deren Kleinheit ihnen das Eindringen in die Hohlräumchen der Grundsubstanz gestattete, so tritt Wassererfüllung und Aufquellung ein, doch dringt keine Spur der Tusche in das Innere«.

Neuerdings hat Hansen (05, S. 795) gegen die Bütschlische Methode Einwände erhoben, indem er die von Bütschli photographierten Wabenwerke der Knorpelgrundsubstanz für Schrumpfungserscheinungen und Pseudostrukturen erklärt. Wie man jedoch aus dem folgenden ersehen wird, ist es mir gelungen, auch mit andern Methoden, welche die Möglichkeit einer Schrumpfung wohl gänzlich ausschließen, die Wabenstruktur in der Knorpelgrundsubstanz nachzuweisen.

II. Eigne Untersuchungen.

Zum Studium der Strukturen, welche an der Grenze der Sichtbarkeit stehen, ist die Anwendung der stärksten Vergrößerungsmittel (Apochromat 2 mm und Ocular 12, 18) unentbehrlich, deswegen braucht man dazu, wie schon Bütschli (98, S. 9) hervorgehoben hat, auch eine möglichst intensive Beleuchtung. Ich erhielt diese von einer Auerglühlampe, deren Strahlen mittels einer Schusterglocke mit schwach bläulich angefärbtem Wasser auf dem Mikroskopspiegel konzentriert wurden. Eine zweite, höchst wichtige Bedingung ist, nach Bütschli »die Verwendung möglichst parallelen Lichtes, d. h. einer sehr engen Blende«. Ich habe oft beobachtet, wie ein deutliches Strukturbild sofort verschwindet, wenn man die Blende weiter öffnet. Aber auch bei diesen Bedingungen gelingt es nicht überall eine Struktur nachzuweisen, wenn

Digitized by Google

die Schnitte im Kanadabalsam eingeschlossen sind. Die Grundsubstanz eines ganz jungen Knorpels erscheint dann ganz homogen. Nur die Untersuchung der fixierten und stark gefärbten Schnitte in schwächer lichtbrechenden Medien, am besten im Wasser, zeigt den wabigen Bau dieser Grundsubstanz (*Grs* Fig. 63 *Rana esculenta*, Fig. 64 *Bombinator*-Larve, Fig. 66 *Lacerta muralis*).

Die Anordnung der durchschnittlich 0,3—1 μ großen Alveolen ist in der jungen Grundsubstanz ziemlich gleichmäßig; man bemerkt hier noch keine Zugdifferenzierungen, welche von Bütschli und andern Autoren beschrieben wurden und welche wohl in einem älteren Stadium des Knorpelwachstums hervortreten. Nur die innerste, mit den Knorpelzellen in Berührung tretende Lage der Grundsubstanz ist durch radiäre Anordnung der Wabenwände (Fig. 63, 67 *alvs*), wie es auch in den plasmatischen Alveolarsäumen der Fall ist, charakterisiert. Die Meinung Hansens (05, S. 795), daß dieser auch von Bütschli beschriebene Alveolarsaum mit seinem Retraktionskammerwerk, d. h. mit einem System radiärer Plasmazüge, welche sich zwischen der Zellhöhlenwand und dem durch schlechte Fixierung zusammengezogenen Protoplasma ausspannen, identisch sein soll, ist vollkommen unrichtig. Diese Retraktionskammerwerke bestehen aus Protoplasma, der von Bütschli beschriebene Alveolarsaum gehört dagegen unzweifelhaft der Grundsubstanz an. Ich habe Retraktionskammerwerke auch nicht selten beobachtet (Fig. 61 *rkw*), finde aber in ihnen keine Ähnlichkeit weder mit Alveolarsäumen der Knorpelgrundsubstanz noch mit solchen des Zellprotoplasmas überhaupt.

Die Grenze zwischen der Grundsubstanz und der Knorpelzelle tritt immer sehr scharf, in Form einer dunkel gefärbten pelliculaartigen Linie hervor (Fig. 63, 64, 66, 67). Die auf meinen Präparaten manchmal vorkommenden Übergangsbilder zwischen den beiden Substanzen (Fig. 69, 71 *x*) beruhen darauf, daß die Zelle beim Schneiden tangential getroffen wurde und die erwähnte Grenzlinie dadurch undeutlich wird.

Im Knorpel mit etwas stärker entwickelter Grundsubstanz bemerkt man schon zwei (Fig. 66 *Kk*) bzw. auch mehrere (Fig. 68 *Kk*) Reihen radiär zu der Zelloberfläche gestellter Wabensäume, welche in Form von konzentrischen Kreisen deutlich hervortreten und gewöhnlich als Kapsel bezeichnet werden. Da die Knotenpunkte solcher reihenweise angeordneter Waben in einer Linie liegen, sind die letzteren gewöhnlich durch bedeutendere Dicke und intensivere Färbung von der übrigen Struktur ausgezeichnet.

Eine zwischen zwei Tochterzellen eben ausgebildete Kapselscheide-

Digitized by Google

wand besteht zunächst nur aus einer einreihigen Lage von oft mehr oder weniger abgeplatteten Waben (Fig. 63, 66 *Kschw*). Diese Lage stammt jedenfalls von beiden Zellen, welcher Umstand zugunsten der Hypothese spricht, daß die Grundsubstanz von den Knorpelzellen ausgeschieden wird (SCHAFFER, 01) und nicht ein Umwandlungsprodukt der äußersten Zellenschicht darstellt (TENDERICH 93, WALDEYER 00). Auf einem späteren Entwicklungsstadium erscheint die Scheidewand auf Querschnitten dreireihig (Fig. 67). Hier hat also jede Tochterzelle noch eine weitere Lage von Grundsubstanzalveolen ausgeschieden. Die mittlere, ursprünglichere Wabenlage bleibt manchmal auch in dem älteren Knorpel durch ihre hellere Beschaffenheit ausgezeichnet, wie es auf Fig. 68 (*Ztg*) an einigen Stellen zu sehen ist; dadurch entsteht eine Andeutung der von mehreren Forschern (neuerdings auch von SCHAFFER 06, S. 217) beobachteten Zellterritorien in der Knorpelgrundsubstanz. In den meisten von mir untersuchten Fällen verwischt sich aber der Unterschied zwischen den ersten und den späteren Alveolenlagen vollständig (Fig. 63, 66 *Grs*), so daß daraus die Angaben andrer Autoren (z. B. HANSEN 05), welche das Vorkommen von Zellterritorien verneinen, auch verständlich werden.

Die Strukturbilder der Knorpelgrundsubstanz sind sowohl nach Sublimat- als auch nach HERMANNscher Fixierung einander ziemlich gleich. Ich habe auch die Grundsubstanz des lebenden Knorpels zu studieren versucht. Zu diesem Zweck präparierte ich an einem chloroformierten Frosch möglichst rasch Stückchen des Schultergürtelknorpels ab und untersuchte sie in physiologischer Kochsalzlösung (natürlich mit stärkster Vergrößerung). Solche Knorpelstückchen, obgleich von einem ganz jungen Frosch genommen, sind doch ziemlich dick, welcher Umstand für das genauere Strukturstudium große Schwierigkeiten bietet. Es gelingt aber mitunter, an günstigen dünneren Stellen bei der Erfüllung der früher erwähnten Bedingungen der Beleuchtung auch in der Grundsubstanz des lebenden Knorpels Andeutungen der Netze wahrzunehmen, welche den Bildern der fixierten Grundsubstanz entsprechen.

Auf Schnitten durch einige ältere Knorpel bin ich imstande eine mehr oder weniger klar ausgesprochene Wabenstruktur der Grundsubstanz auch in dem Falle zu unterscheiden, wenn die betreffenden Schnitte (möglichst dünne[1] und stark gefärbte) im Kanadabalsam

[1] Die Untersuchung der Struktur vom Knorpel bietet wesentliche Schwierigkeiten dadurch, daß aus diesem Gewebe sehr dünne Schnitte ohne Beschädigung der Grundsubstanz unmöglich zu erzielen sind. Es gelingt mir, die Tiere, deren Knorpelgrundsubstanz spärlich, nur eben ausgebildet ist, in brauchbare Schnitte

Digitized by Google

eingeschlossen sind. Fig. 68 zeigt einen solchen Schnitt durch den Wirbelknorpel einer etwa 3 cm langen Tritonenlarve. Hier sieht man um die Zellen sogenannte Kapseln (*Kk*), die aus mehreren konzentrischen Schichten bestehen. Zum Teil tritt in diesen Schichten eine radiäre Anordnung der Wabenquerwände recht deutlich hervor, zum andern Teil sieht man Querverbindungen in den Kapselschichten nur sehr schwer oder gar nicht, wodurch ein scheinbares Bild von konzentrisch um die Zellen verlaufenden Fibrillen entsteht.

Andersartige, ebenfalls scheinbare Faserbilder habe ich im Zungenbeinknorpel junger Frösche beobachtet. Dieser Knorpel wird beim Schneiden oft beschädigt (Fig. 72), indem in seiner Grundsubstanz (*Grs*) mehr oder weniger breite Spalten (*sp*) auftreten. Daß diese Spalten nicht das Resultat der Einwirkung der Konservierungsflüssigkeit sind, sondern durch den Druck des Mikrotommessers hervorgerufen werden, folgt aus ihrer regelmäßigen, der Lage des Messers stets parallelen Anordnung. Bei der Betrachtung solcher Stellen mit schwacher Vergrößerung kann man leicht den Eindruck bekommen, daß es sich hier entweder um eine Art von »Saftkanälchen« oder um eine jedenfalls ziemlich grobe Faserstruktur handelt. Diese Struktur gehört zur Kategorie der von Solger, Studnicka, Hansen u. a. eingehend besprochenen Pseudostrukturen. Bei starken Vergrößerungen kann man jedoch auch an solchen Stellen Spuren der echten Struktur beobachten. Man sieht nämlich, daß die dunkel gefärbten Partien der Grundsubstanz (*Grs*), welche zwischen den Spalten liegen, aus Alveolen, in diesem Falle von unregelmäßiger Größe, Gestalt und Anordnung, bestehen. Von den Wänden dieser Alveolen entspringen in die Spalträume feine Fortsätze — Reste der zerrissenen Waben.

Auf denselben, in Kanadabalsam eingeschlossenen Schnitten tritt die Wabenstruktur der Grundsubstanz an einigen andern, unbeschädigten Stellen (Fig. 71) beinahe ebenso deutlich, wie in den übrigen Knorpeln nur auf Wasserpräparaten, hervor. Die Waben sind hier ebenfalls konzentrisch um die Zellen und mehr unregelmäßig in den mittleren Partien der Grundsubstanz angeordnet.

In demselben Zungenbeinknorpel von jungen Fröschen habe ich noch eine Erscheinung, welche für die Beurteilung der Grundsubstanzstruktur von großer Bedeutung sein dürfte, beobachtet, nämlich eine

---

von 5 μ, den älteren Knorpel dagegen mit reichlicherer Grundsubstanz nur in solche von 10 μ Dicke zu zerlegen. Aber auch an diesen Schnitten wird die Oberfläche etwas beschädigt, so daß man nur durch die Einstellung des Mikroskoptubus auf die mittlere Schnittfläche ein richtiges Strukturbild bekommen kann.

Digitized by Google

chemische Umwandlung der mittleren, also älteren Partien der Grundsubstanz.

Die Grundsubstanz eines sehr jungen Knorpels erscheint nach der Färbung mit Bismarckbraun und Bleu de Lyon ganz braun, nach der Färbung mit Methylenblau, Säurefuchsin, Pikrinsäure (nach Hansen) — blau. »Die gewöhnliche junge Knorpelgrundsubstanz«, sagt auch Hansen (05, S. 673), »ist in ihrem ganzen Umfang stark basophil, mithin überall stark chondroitinschwefelsäurehaltig.«

Auf meinen Schnitten durch älteren Knorpel bemerke ich nun, daß einige Wabenwände der mittleren Regionen der Grundsubstanz, nach der Behandlung mit Bismarckbraun, Bleu de Lyon, eine blaue, für das Collagen charakteristische Farbe annehmen (Fig. 71 *Grs*[1]). Zahlreiche Übergangsstufen zwischen den braunen und blauen Wabenwänden beweisen, daß die chemische Umwandlung hier ganz allmählich vor sich geht. Nicht selten trifft man auch Bilder, wo die Grenze zweier Wabenreihen auf eine kürzere oder längere Strecke blau gefärbt wird (Fig. 71 links), auf welche Weise eine Art »Fibrillen« entsteht, die gerade oder gebogen verlaufen und deren Dicke ziemlich großen Schwankungen unterliegt. Manchmal sind diese »Fibrillen« sogar mit den stärksten Vergrößerungen kaum wahrnehmbar. An einigen Stellen werden nicht nur solche, in einer Linie gelegene, sondern auch andre Wabenwände chemisch umgewandelt, so daß dadurch verschiedenartig verästelte blaue Figuren auf braunem Grunde entstehen (Fig. 71 rechts). Auch kommen dabei Waben vor, deren sämtliche Wände blau gefärbt sind und solche, bei denen sogar die Innenräume etwas bläulich aussehen. Diese blauen, in einer Reihe angeordneten Waben können bei schwächerer Vergrößerung sehr leicht das Bild einer dickeren Faser vortäuschen.

Die chemisch umgewandelten Partien der Grundsubstanz sind an einigen Stellen meiner Schnitte von bedeutenderem Umfang und bilden in ihrem Zusammenhang eine Art Trabekelwerk zwischen den Zellgruppen (Fig. 69 *Grs*[1]). Betrachtet man solche Stellen mit einer sogar ziemlich starken Vergrößerung (Apochr. 2 mm, Oc. 4), so bekommt man den Eindruck eines faserigen Baues der Grundsubstanz. Die blau gefärbten Lamellen des Trabekelwerkes scheinen auf ihren Querschnitten (Fig. 69 oben) aus sehr dicht angeordneten, auf Flächenschnitten (Fig. 69 unten) aus lockeren, welligen und manchmal netzartig geflochtenen Fibrillen zu bestehen.

Diese Bilder entsprechen ganz genau der Beschreibung von Hansen, nach welchem die den Knorpelzellen angrenzenden Gebiete der Grundsubstanz am meisten chondroitinschwefelsäurehaltig, mithin auch am

Digitized by Google

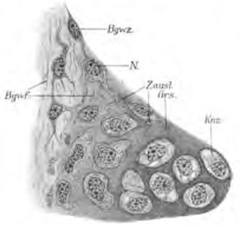
homogensten aussehend sind. Die Fibrillenzüge, welche zwischen diesen Gebieten in verschiedenartiger Anordnung verlaufen, bestehen nach ihm aus dem unmaskierten Collagen. Sie fehlen dem ganz jungen Knorpel, sind da also maskiert, und werden erst in einem späteren Alter durch das Entfernen der Chondroitinschwefelsäure freigelegt. Durch einen immer weiter fortschreitenden Prozeß der Entfernung der genannten Säure aus den älteren Partien der Grundsubstanz sollen die aus Fibrillen bestehenden Trabekel größer und zahlreicher werden (HANSEN 05, S. 680 usw.).

Wenn man jedoch eine solche Knorpelgrundsubstanz mit den stärksten Vergrößerungen (Oc. 12 oder 18) betrachtet, so tritt an Stelle der homogenen und fibrillären eine ganz deutliche Wabenstruktur hervor. Man bekommt dabei (Fig. 70) ein dem auf Fig. 71 dargestellten ganz ähnliches Bild, nur ist hier die Zahl der blau gefärbten Wabenwände viel größer (*Grs*[1]). Auch hier kann man alle möglichen Farbenübergänge zwischen den braunen und blauen Wänden beobachten. Es scheint mir berechtigt zu sein, auf ähnliche Umwandlungen der chemischen Zusammensetzung der Alveolenwände (vielleicht auch des Alveoleninhalts) die ganze Mannigfaltigkeit der Färbungsreaktionen in verschiedenen Partien der Grundsubstanz, wie sie z. B. HANSEN (05) und SCHAFFER (06) in älteren Knorpeln dargestellt haben, zurückzuführen.

Ich möchte noch hinzufügen, daß die eben geschilderte Wabenstruktur mit dem von HANSEN (05) beschriebenen (S. 796) und abgebildeten (Fig. 23) »Maschenwerk« keine Ähnlichkeit besitzt. Dieses Maschenwerk wird nach HANSEN im älteren Knorpel dadurch gebildet, »daß Kalk sich in Verbindung mit der Kittsubstanz unter der Form größerer oder kleinerer Körnchen in den Knorpel einlagert«. Die Größe der Maschen (welche nach meiner Messung an HANSENS Fig. 23 etwa 3—10 μ bildet), ebenso wie ihre unregelmäßige Form und Anordnung verraten sofort eine sekundär entstandene Struktur.

Zur richtigen Beurteilung der Grundsubstanzstruktur ist die Frage über das Vorhandensein oder Fehlen von Zellenausläufern im Knorpel von großer Wichtigkeit. Die netzige Struktur von HEITZMANN (72) und die schwammige von LEYDIG (85) sollen, nach diesen Autoren, von Verästelungen der radiären Knorpelzellausläufer herrühren. In der neueren Literatur sind jedoch die meisten früher beschriebenen Zellverästelungen des Knorpels auf Pseudostrukturen zurückgeführt worden. Schon VAN DER STRICHT (87, S. 70) nimmt das Vorhandensein unzweifelhafter Zellenfortsätze nur für den Knorpel von Cephalopoden, Selachiern und in einigen Gelenkknorpeln von Säugetieren an. Dieselbe Angabe finden

wir auch bei Hansen (05, S. 774). Ich habe den letzterwähnten Knorpel nicht untersucht; in dem Kopfknorpel von Cephalopoden (*Eledone moschata*) finde ich aber ganz deutliche verästelte Zellenausläufer. Dagegen bin ich nicht imstande gewesen, irgendwelche Spur von solchen Ausläufern im ausgebildeten Knorpel der Reptilien und Amphibien, als auch der Cyclostomen und Selachier zu beobachten. Bei allen diesen Tierformen sind die Knorpelzellen durch eine ganz scharfe, ununterbrochene Grenze von der Grundsubstanz getrennt. Nur an der Oberfläche des Knorpels, wo das Wachstum desselben durch Apposition von Bindegewebszellen geschieht, behalten (wie es auch Hansen bemerkt hat) die in den Knorpel aufgenommenen Bindegewebszellen eine Zeitlang ihre Verästelungen. An solchen Stellen (Textfig. 5) beobachtet man, daß die Ausläufer (*Zausl*) der Bindegewebszellen (*Bgwz*) desto vollkommener verschwinden, je mehr Grundsubstanz die Zellen absondern, je mehr sie sich also in typische Knorpelzellen (*Knz*) umwandeln. Ebenso konnte ich auf Querschnitten durch einen älteren Embryo von *Spinax niger* mich überzeugen, daß nur diejenigen Zellen, welche in den äußeren Partien des Wirbelknorpels liegen und ihren bindegewebigen Charakter noch nicht ganz verloren haben, miteinander durch Ausläufer verbunden sind. Die älteren Knorpelzellen, ebenso wie diejenigen der übrigen, von mir untersuchten niederen Wirbeltiere, sind vollständig abgerundet und zeigen keinerlei Ähnlichkeit mit den verästelten Zellen von Cephalopoden[1].



Textfig. 5.

Wirbelknorpel aus einem Querschnitte durch die Larve von *Bombinator pachypus*. Vergr. 500. *Bgwf*, Bindegewebsfasern; *Bgwz*, Bindegewebszelle; *Grs*, Knorpelgrundsubstanz; *Knz*, Knorpelzelle; *N*, Zellkern; *Zausl*, Zellenausläufer.

[1] Während die vorliegende Arbeit schon im Druck war, bekam ich Gelegenheit auch den Gelenkknorpel zu beobachten. Ich untersuchte nämlich Schnitte durch die Gelenke von Femur, Tibia und Fibula junger Mäuse. In

Digitized by Google

Ob das Verschwinden der Zellausläufer durch ihr Zurückziehen in den übrigen Protoplasmaleib der Zelle nach Art der Amöbenpseudopodien vor sich geht, oder durch ihre Auflösung bzw. »Maskierung« in der Grundsubstanz, ist schwer zu entscheiden. Die Textfig. 5, deren Konturen mit Hilfe des Zeichenapparates entworfen sind, macht den Eindruck, daß der Prozeß sich auf dem ersteren Wege vollzieht. Das betrifft allerdings nur die Zellausläufer (Textfig. 5 *Zausl*); die feinen, fadenförmigen Bindegewebsfasern (*Bgwf*) werden als solche in die Knorpelgrundsubstanz aufgenommen, wo sie allmählich undeutlicher werden, um schließlich ganz zu verschwinden bzw. maskiert zu werden. Solche Fasern sind jedoch nicht imstande einen wesentlichen Einfluß auf die Struktur der Knorpelgrundsubstanz auszuüben. Bei der Histogenese einiger Knorpel (Textfig. 3) fehlen sie nämlich vollständig, bei der der andern (Textfig. 5) ist ihre Anzahl sehr gering. Die Fasern werden vermutlich zwischen den Wabenreihen der Grundsubstanz eingeschlossen, und ihr Vorhandensein im Knorpel verursacht vielleicht den Anfang der oben beschriebenen chemischen Umwandlung der Grundsubstanz.

Heidelberg, im September 1907.

Verzeichnis der zitierten Literatur.

79. W. S. Bigelow, Notiz über den Teilungsvorgang bei Knorpelzellen sowie über den Bau des Hyalinknorpels. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XVI.
04. Th. Boveri, Ergebnisse über die Konstitution der chromatischen Substanz des Zellkernes. Jena.
76. O. Bütschli, Studien über die ersten Entwicklungsvorgänge der Eizelle, die Zellteilung und die Conjugation der Infusorien. Abhandl. d. Senckenb. naturf. Gesellschaft. Bd. X.
77. — Zur Kenntnis des Teilungsprozesses der Knorpelzellen. Diese Zeitschr. Bd. XXIX.
92. — Untersuchungen über mikroskopische Schäume u. das Protoplasma. Leipzig.
98. — Untersuchungen über Strukturen, insbesondere über Strukturen nichtzelliger Erzeugnisse des Organismus und über ihre Beziehungen zu Strukturen, welche außerhalb des Organismus entstehen. Leipzig.

bezug auf die Verästelung der Knorpelzellen habe ich hier dieselben Verhältnisse, wie in dem Wirbelknorpel von Amphibien (Textfig. 5) gefunden. Die echten, innerhalb des Knorpels liegenden Zellen sind nie verzweigt. Diejenigen dagegen, welche an der Knorpeloberfläche liegen und ein Übergangsstadium zwischen den Bindegewebs- und Knorpelzellen darstellen, sind, entsprechend der Abbildung Hansens (05), mit verästelten Ausläufern versehen.

Digitized by Google

04. J. Chatin, Sur la morphographie comparée de la cellule cartilagineuse. Compt. rend. de l'Acad. des Sciences. Paris. T. CXXXIX.
99. G. Eisen, The Chromoplasts and the Chromioles. Biolog. Centralbl. Bd. XIX.
82. W. Flemming, Zellsubstanz, Kern und Zellteilung. Leipzig.
92. — Entwicklung und Stand der Kenntnisse über Amitose Ergebn. d. Anatomie u. Entwicklungsgesch. Bd. II.
79. C. Frommann, Über die Struktur der Knorpelzellen von Salamandra maculata. Sitzungsber. d. Jenaisch. Gesellsch. f. Med. u. Naturw.
92. J. J. Gerassimow, Die kernlosen Zellen der Conjugaten. Bull. de la Soc. Imp. des Natural. Moscou. T. VI.
87. G. Haberlandt, Über die Beziehungen zwischen Funktion und Lage des Zellkernes bei den Pflanzen. Jena.
99. V. Häcker, Praxis und Theorie der Zellen und Befruchtungslehre. Jena.
00. — Mitosen im Gefolge amitosenähnlicher Vorgänge. Anatom. Anz. Bd. XVII.
94. J. A. Hammar, Über den feineren Bau der Gelenke. II. Der Gelenkknorpel. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XLIII.
05. F. C. C. Hansen, Untersuchungen über die Gruppe der Bindesubstanzen. I. Der Hyalinknorpel. Anatom. Hefte. Bd. XXVII.
94. M. Heidenhain, Neue Untersuchungen über die Centralkörper und ihre Beziehungen zum Kern und Zellenprotoplasma. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XLIII.
72. C. Heitzmann, Studien am Knochen und Knorpel. Wiener Medizin. Jahrb.
06. O. Hertwig, Allgemeine Biologie. Jena.
98. R. Hertwig, Über die Bedeutung der Nucleolen. Sitzungsber. d. Gesellschaft f. Morph. u. Physiol. München. Heft 1.
99. — Über Kernteilung, Richtungskörperbildung und Befruchtung von Actinosphaerium Eichhorni. Abhandl. d. Kgl. bayer. Akad. d. Wissensch. Mathem.-physik. Classe. Bd. XIX. III. Abt.
98. R. W. Hoffmann, Über Zellplatten und Zellplattenrudimente. Diese Zeitschr. Bd. LXIII.
03. R. Klemensiewicz, Über Amitose und Mitose. Untersuchungen an Wanderzellen, Eiterzellen und freilebenden amöboiden Zellen. Zieglers Beiträge zur pathol. Anatomie. Bd. XXXIII.
85. F. Leydig, Zelle und Gewebe. Bonn.
97. F. Meves, Über die Entwicklung der männlichen Geschlechtszellen von Salamandra maculosa. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XLVIII.
99. Th. H. Montgomery, Comparative Cytological Studies, with Especial Regard to the Morphology of the Nucleolus. Journ. of Morphology. Vol. XV.
00. A. Nathansohn, Physiologische Untersuchungen über amitotische Kernteilung. Jahrb. f. wiss. Botanik. Bd. XXXV.
04. B. Nemec, Über die Einwirkung des Chloralhydrats auf die Kern- und Zellteilung. Jahrb. f. wiss. Botanik. Bd. XXXIX.
05. M. Nowikoff, Untersuchungen über den Bau der Limnadia lenticularis L. Diese Zeitschr. Bd. LXXVIII.
85. C. Rabl, Über Zellteilung. Morpholog. Jahrb. Bd. X.
95. H. Rabl, Über das Vorkommen von Nebenkernen in den Gewebezellen der Salamanderlarven, ein Beitrag zur Lehre von der Amitose. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XLV.

Digitized by Google

91. O. vom Rath, Über die Bedeutung der amitotischen Kernteilung im Hoden. Zoolog. Anz. Jahrg. 14.
58. R. Remak, Über die Teilung der Blutzellen beim Embryo. Müllers Archiv.
03. E. Rhode, Untersuchungen über den Bau der Zellen. I. Kern und Kernkörper. Diese Zeitschr. Bd. LXXIII.
01. J. Schaffer, Über den feineren Bau und die Entwicklung des Knorpelgewebes und über verwandte Formen der Stützsubstanz. I. Teil. Diese Zeitschr. Bd. LXX.
06. — Dasselbe. II. Teil. Diese Zeitschr. Bd. LXXX.
79. W. Schleicher, Die Knorpelzellteilung. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XVI.
92. H. Sieveking, Beiträge zur Kenntnis des Wachstums und der Regeneration des Knorpels nach Beobachtungen am Kaninchen- und Mäuseohr. Morphologische Arbeiten. Bd. I.
88. B. Solger, Über Schrumpfungserscheinungen am hyalinen Knorpelgewebe des Menschen und deren Beziehungen zu den Fibrillen. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XXXI.
87. C. H. H. Spronck, Zur Kenntnis der Struktur des Hyalinknorpels. Anatom. Anz. Jahrg. 2.
95. A. Spuler, Über Bau und Entstehung des elastischen Knorpels. Sitzungsber. der physik.-med. Societät. Erlangen. Heft 27.
75 E. Strasburger, Über Zellbildung und Zellteilung. 1. Aufl. Jena.
06. — Die Ontogenie der Zelle seit 1875. Progressus rei botanicae. Bd. I.
87. O. van der Stricht, Recherches sur le cartilage hyalin. Archives de Biologie. T. VII.
92. — Contribution à l'étude de la sphère attractive. Bull. de l'Acad. royale de Belgique. T. XXIII.
97. F. K. Studnička, Über die Histologie und die Histogenese des Knorpels der Cyclostomen. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XLVIII.
98. — Weitere Bemerkungen über das Knorpelgewebe der Cyclostomen und seine Histogenese. Arch. f. mikr. Anat. Bd. LI.
05. — Über einige Pseudostrukturen der Grundsubstanz des Hyalinknorpels. Arch. f. mikr. Anat. Bd. LXVI.
93. H. Tenderich, Untersuchungen über genetische und biologische Verhältnisse der Grundsubstanz des Hyalinknorpels. Virchows Archiv. Bd. CXXXI.
00. S. Ussow, Zur Anatomie und Entwicklungsgeschichte der Wirbelsäule der Teleostier. Bull. Soc. Natural. Moscou. T. XV.
00. W. Waldeyer, Kittsubstanz und Grundsubstanz, Epithel und Endothel. Arch. f. mikr. Anat. Bd. LVII.
03—04. W. v. Wasielewski, Theoretische und experimentelle Beiträge zur Kenntnis der Amitose. Jahrb. f. wiss. Botanik. Bd. XXXVIII, XXXIX.
07. A. Wassilieff, Die Spermatogenese von Blatta germanica. Archiv f. mikr. Anat. Bd. LXX.
00. E. B. Wilson, The Cell in Development and Inheritance. Second edition. New York.
91. H. E. Ziegler, Die biologische Bedeutung der amitotischen (direkten) Kernteilung im Tierreich. Biolog. Centralbl. Bd. XI.

Digitized by Google

Erklärung der Abbildungen.

Gemeinsame Bezeichnungen:

achr, achromatische Kernsubstanz;
alvs, Alveolarsaum;
b, im Protoplasma der Knorpelzellen eingeschlossene Kügelchen;
chr, chromatische Kernsubstanz;
ck, Centralkörper;
Grs, Knorpelgrundsubstanz;
Grs[1], chemisch umgewandelte Knorpelgrundsubstanz;
Kk, Knorpelkapsel;
Kn, Knäuel;
ks, Kernsegmente (Chromosome);
ks[1], kurze Kernsegmente;
Kschw, Knorpelscheidewand zwischen den Tochterzellen;
m, Kernmembran;
N, Zellkern;
N[1]—*N*[4], zugrunde gehende Kerne des Perichondriums;
n, Kernkörperchen;
NN, Nebenkern;
P, Protoplasma der Knorpelzelle;
p, Polfeld des Kernes;
Prch, Perichondrium;
rkw, Retraktionskammerwerk;
Schw, protoplasmatische Scheidewand zwischen den Tochterzellen;
sp, Spalte der beschädigten Knorpelgrundsubstanz;
sph, Attraktionssphäre;
spn, Spindel;
TN, Tochterkern;
v, Vacuole im Protoplasma der Knorpelzelle;
vc. Vacuole im Tochterkern;
vcl, Vacuole zwischen den Verbindungsfasern;
Vf, Verbindungsfasern;
Z, Knorpelzelle;
Ztg, Grenze der Zellterritorien;
x, Stelle, wo das Protoplasma einer tangential durchgeschnittenen Knorpelzelle in die Grundsubstanz allmählich überzugehen scheint.

Die Figuren sind mit Hilfe des Abbéschen Zeichenapparates (Mikroskop von Zeiss) entworfen.

Tafel XI.

Apochr. von Zeiss 2 mm, Oc. 12. Vergrößerung auf Objekttischhöhe nach meinen eignen Messungen beträgt 1950.

Alle Figuren beziehen sich auf die Zellen des Wirbelknorpels von *Bombinator pachypus* (Larve). Fixierung — Hermannsche Flüssigkeit. Färbung: Fig. 10—12: Safranin, Blochmannsches Gemisch, alle übrigen Hämatoxylin, chromsaures Kali.

Fig. 1. Ein Kern im Ruhezustand.

Fig. 2 u. 3. Nucleoli der ruhenden Kerne.

Fig. 4. Ein Kern, dessen Nucleolus sich zu teilen beginnt.

Fig. 5. Ein weiteres Stadium der Nucleolusteilung.

Fig. 6. Ein Kern mit zwei Kernkörperchen.

Fig. 7. Ein zur mitotischen Teilung sich anschickender Kern. Seine Chromatinkörnchen sammeln sich an der Oberfläche.

Fig. 8. Ein weiteres Vorbereitungsstadium zur Mitose. Die Nucleoli fangen an sich mit der achromatischen Kernsubstanz zu vermischen.

Digitized by Google

Fig. 9. Ein Kern im Stadium des dichten Knäuels von der Oberfläche gesehen.

Eig. 9a. Die Höhle desselben Kernes mit dem Balkengerüst.

Fig. 10. Eine Zelle mit zwei Centralkörpern und zwei Attraktionssphären.

Fig. 11. Eine Zelle, deren Kernknäuel in Chromosomen zerfallen ist.

Fig. 12. Eine Zelle mit einer schief gestellten Kernplatte. An einigen Chromosomen bemerkt man Längsspaltung.

Fig. 13. Ein etwas weiter fortgeschrittenes Stadium der Caryokinese. Einige Chromosomen sind der Länge nach schon gespalten.

Fig. 14. Eine Zelle, deren Kernplatte von der Polseite zu sehen ist. Die Chromosome sind gespalten und liegen paarweise angeordnet.

Fig. 15. Eine Zelle in der Anaphase. Auseinanderweichen der Tochterchromosomen.

Fig. 16. Dieselbe Phase weiter fortgeschritten. Zwischen den auseinander gegangenen Tochterchromosomen verlaufen Verbindungsfasern. Anfang der Bildung einer Spindelplatte.

Fig. 17. Tochterkernrekonstruktion und Bildung der Zellplatte.

Fig. 18. Dasselbe Stadium wie Fig. 17. Der Tochterkern ist von der Polseite zu sehen.

Fig. 19. Eine Zelle im weiteren Stadium der Tochterkernrekonstruktion. Jeder Tochterkern besteht aus drei Teilen. Die Zellplatte ist beinahe vollständig ausgebildet.

Tafel XII.

Apochr. 2 mm. Oc. 12. Vergr. 1950.

Fig. 20—23 beziehen sich auf die Wirbelknorpelzellen der *Bombinator*-Larve. Hermannsche Flüssigkeit. Hämatoxylin, chromsaures Kali.

Fig. 24—43. Kopfknorpelzellen von *Lacerta muralis* (Embryo). Sublimat. Boraxkarmin, Blochmanns Gemisch.

Fig. 44. Kern einer Brustknorpelzelle von *Rana esculenta* (junges Tier). Sublimat, Eisenhämatoxylin nach Heidenhain.

Fig. 20. Zwei Tochterzellen, deren Kerne sich im Stadium der Tochterknäuel befinden. Bildung der Nebenkerne.

Fig. 21. Bildung des Kerngerüstes in einem Tochterkerne. Die Dreiteiligkeit des Kernes ist noch erhalten.

Fig. 22. Ein weiteres Stadium der Tochterkernrekonstruktion.

Fig. 23. Zwei Tochterzellen, zwischen welchen eine Scheidewand aus Grundsubstanz sich bildet.

Fig. 24 u. 25. Zwei Zellen mit Mitosen aus einem ganz jungen Knorpel (*Lacerta*-Embryo von 15 mm Länge).

Fig. 26. Vier Zellen im Ruhezustand, von einem 20 mm langen Embryo.

Fig. 27. Eine zweikernige Zelle von demselben Embryo.

Fig. 28 u. 29. Bildung des Knäuels in dem Zellkerne desselben Tieres.

Fig. 30—33. Kernplatte und Spindel in den Zellen desselben Embryos.

Fig. 34. Derselbe Embryo. Auseinanderweichen der Tochterchromosomen.

Fig. 35. Tochterchromosomen von der Polseite gesehen.

Fig. 36 u. 37. Zwei Stadien der Tochterkernrekonstruktion. Die Zellen sind von ihrer Oberfläche zu sehen.

Digitized by Google

Fig. 38 u. 39. Dieselben Stadien wie auf Fig. 36 u. 37. Der Mikroskoptubus ist auf die Mitte der Zellen eingestellt. Man sieht eine zwischen den Verbindungsfasern gelegene Vacuole.

Fig. 40—42. Dasselbe, Embryo. Weitere Stadien der Tochterkernrekonstruktion und der Scheidewandbildung.

Fig. 43. Ein Stück der knorpeligen Augenkapsel von einem 35 mm langen *Lacerta*-Embryo. Zwei Tochterzellen sind voneinander abgesondert. Die Kapselscheidewand beginnt zwischen ihnen einseitig einzuwachsen.

Fig. 44. Stadium des lockeren Knäuels. Das Polfeld des Kernes ist deutlich zu sehen.

Tafel XIII.

Fig. 45. *Bombinator pachypus* (Larve). Wirbelknorpel. Eine direkt sich teilende Zelle. HERMANNsche Flüssigkeit, Hämatoxylin, chromsaures Kali. Vergr. 1950.

Fig. 46—50. *Lacerta muralis* (Embryo von 35 mm Länge). Sublimat, Boraxkarmin, BLOCHMANNs Gemisch. Verschiedene Ansichten und Stadien der amitotisch sich teilenden Zellen des Kopfknorpels. Vergr. 1950.

Fig. 51. Eine Zelle von demselben Knorpel, deren Kern bereits amitotisch geteilt ist. Vergr. 1950.

Fig. 52. Zwei Paare von Tochterzellen aus demselben Knorpel. Das rechtsgelegene Paar der Zellen ist nur durch eine protoplasmatische Scheidewand voneinander getrennt, zwischen den Zellen des linken Paares ist schon zum Teil eine Kapselscheidewand ausgebildet. Vergr. 1950.

Fig. 53—58. *Rana esculenta* (junges Tier). Flächenschnitt durch das Omosternum. Sublimat, Boraxkarmin, Bismarckbraun, Bleu de Lyon. Kerne des Perichondriums in verschiedenen Stadien der Durchschnürung. Vergr. 1300.

Fig. 59. Ein Kern desselben Perichondriums, der sich im Knäuelstadium befindet, dabei aber die Gestalt, welche für direkte Kernteilung charakteristisch ist, angenommen hat. Vergr. 1300.

Fig. 60. Flächenschnitt durch eine Partie desselben Perichondriums mit stark abgeplatteten Kernen, von denen der eine sich in dem Knäuelstadium befindet. Man sieht hier vier Stadien (N^1—N^4) des allmählichen Zugrundegehens einiger Kerne. Vergr. 1300.

Fig. 61 u. 62. *Rana esculenta* (junges Tier). Flächenschnitt durch das Omosternum. Sublimat, Boraxkarmin, Bismarckbraun, Bleu de Lyon. Zwei amitotisch sich teilende Knorpelzellen. Vergr. 1950.

Fig. 63. *Rana esculenta* (junges Tier). Flächenschnitt durch das Episternum, Schnittdicke 5 μ. Sublimat, Boraxkarmin, BLOCHMANNs Gemisch; Wasser. Eine zwischen drei Knorpelzellen gelegene Partie der Grundsubstanz. Vergr. 2925. (Apochr. 2 mm. Oc. 18.)

Fig. 64. *Bombinator pachypus* (Larve), Querschnitt von 10 μ Dicke. HERMANNsche Flüssigkeit, Safranin, BLOCHMANNs Gemisch, Wasser. Eine zwischen zwei Zellen gelegene Partie der Grundsubstanz aus dem Wirbelknorpel. Vergr. 2925. (Apochr. 2 mm. Oc. 18.)

Fig. 65. Aus demselben Schnitt. Ein Teil des Knorpelzellenplasmas, auch im Wasser betrachtet. Vergr. 2925. (Apochr. 2 mm. Oc. 18.)

Fig. 66. *Lacerta muralis* (Embryo von 35 mm Länge). Ein 5 μ dicker

Digitized by Google

Schnitt durch den Kopfknorpel. Sublimat, Boraxkarmin, Blochmannsche Flüssigkeit, Wasser. Zwei Zellen mit der sie umgebenden Knorpelgrundsubstanz. Vergr. 2925. (Apochr. 2 mm. Oc. 18.)

Fig. 67. Aus demselben, im Wasser eingeschlossenen Schnitt. Ein Teil der Knorpelscheidewand (Grundsubstanz) zwischen zwei Zellen. Vergr. 2925. (Apochr. 2 mm. Oc. 18.)

Fig. 68. *Triton taeniatus* (Larve). Querschnitt von 10 μ Dicke. Sublimat, van Giesons Färbung, Kanadabalsam. Ein Teil des Wirbelknorpels. Vergr. 1950. (Apochr. 2 mm. Oc. 12.)

Tafel XIV.

Alle Figuren sind in den Farben der Präparate wiedergegeben.

Fig. 69. *Rana esculenta* (junges Tier). Ein 10 μ dicker Flächenschnitt durch den Zungenbeinknorpel. Sublimat, Boraxkarmin, Bismarckbraun, Bleu de Lyon, Kanadabalsam. Ein Teil des Knorpels mit blauen Zügen der chemisch umgewandelten Grundsubstanz. Vergr. 650. (Apochr. 2 mm. Oc. 4.)

Fig. 70 u. 71. Einzelne Partien der Fig. 69. Vergr. 2925. (Apochr. 2 mm. Oc. 18.) Der Wabenbau der Knorpelgrundsubstanz.

Fig. 72. Aus demselben Schnitte. Ein Teil der beschädigten Knorpelgrundsubstanz, zwischen zwei Zellen. Vergr. 2925. (Apochr. 2 mm. Oc. 18.)

Fig. 73. *Bombinator pachypus* (Larve). Eine Zelle des Wirbelknorpels. Hermannsche Flüssigkeit, Safranin, Blochmanns Gemisch, Kanadabalsam. Vergr. 1950. (Apochr. 2 mm. Oc. 12.)

Über den feineren Bau der Augen einiger Spinnen.

Von

Eugen Widmann

aus Frankfurt a. M.

(Aus dem zoologischen Institut zu Heidelberg.)

Mit Tafel XV—XVII und 4 Figuren im Text.

Inhaltsverzeichnis.

Seite

Einleitung 259
Technisches 260
I. Stellung und Benennung der Spinnenaugen 262
II. Anatomie und Histologie 267
A. Allgemeine Orientierung über den gröberen Bau 267
B. Der feinere Bau der invertierten Augen 268
1. Bauprinzip 268
2. Linse 269
3. Glaskörper 270
4. Retina 272
5. Retinazelle 273
6. Recipierende Elemente (»Stäbchen«) 275
7. Zwischengewebe und postretinale Membran 282
8. Nervus opticus 284
9. Muskeln und das den Augenbulbus umgebende Gewebe . . . 286
C. Der feinere Bau der convertierten Augen 288
a. Bauprinzip 288
b. Convertierte Augen mit trichterförmigem Tapetum (Netzspinnen) 289
1. Linse und Glaskörper 290
2. Retina 292
3. Recipierende Elemente (Rhabdomplatten) 295
c. Convertierte Augen mit rostförmigem Tapetum (freilebende Spinnen) 296
1. Linse und Glaskörper 296
2. Retina 297
3. Recipierende Elemente 302
d. Convertierte Augen mit trichterförmigem und rostförmigem Tapetum (Scheitelauge bei *Epeira*) 304

Seite
III. Zusammenfassung und Allgemeines 306
Literaturverzeichnis 307
Erklärung der Abbildungen 308

Einleitung.

Die Erforschung der Ocellen der Arachniden hat schon seit der ersten Hälfte des vorigen Jahrhunderts die Aufmerksamkeit mancher Forscher in Anspruch genommen. Dennoch sind, wegen der Fülle des Materials, nur eine verhältnismäßig kleine Anzahl Arachniden in bezug auf den feineren Bau ihrer Sehorgane eingehender geprüft worden. Dies veranlaßte mich, auf Vorschlag meines hochverehrten Lehrers, Herrn Prof. Dr. O. Bütschli, nähere Untersuchungen über den feineren Bau der Sehorgane, speziell bei den Araneinen anzustellen. Ich fühle mich verpflichtet, auch an dieser Stelle meinem hochgeschätzten Lehrer für seine ständige Teilnahme und seinen Rat, mit dem er mich bei der Ausführung meiner Untersuchungen nach jeder Richtung hin auf die liebenswürdigste Weise unterstützte, meinen ergebensten Dank auszusprechen.

Ebenso danke ich Herrn Prof. Dr. Schuberg für seine wertvollen technischen Ratschläge bei der Ausführung der Präparate, wie auch der Abbildungen.

Das Material für die vorliegenden Untersuchungen sammelte ich in der Umgegend von Heidelberg und Frankfurt a/M. im Sommer und Herbst 1906 und im Frühjahr 1907.

Zur Bestimmung benutzte ich die Tabellen von Dahl (83) und Bösenberg (01/03).

Zur Verfügung standen mir auf verschiedenste Weise konservierte Exemplare folgender Gattungen:

1. Euetrioidae Thorell.
   Epeira diademata Clerck.
   Epeira sclopetaria Walck.
   Epeira dromedaria Walck.
   Zilla x-notata Cl.
   Meta segmentata Cl.
2. Theridioidae Menge.
   Theridium tepidarium C. L. Koch.
3. Agelenoidae Th.
   Tegenaria domestica Cl.
   Argyroneta aquatica Cl.

Digitized by Google

4. Dictynoidae Th.
 Amaurobius ferox C. L. K.
5. Drassoidae Th.
 Drassus scutulatus C. L. K.
 Prosthesima pedestris C. L. K.
6. Dysderoidae Th.
 Dysdera crocota L. K.
7. Lycosoidae Th.
 Lycosa agricola Cl.
 Pisaura mirabilis Cl.
 Dolomedes fimbriatus Cl.
 Tarentula (sp.?) Cl.
8. Heteropodoidae Th.
 Micrommata virescens Cl.

Technisches.

Zur Konservierung benutzte ich die verschiedensten Gemische. Die besten Dienste leisteten mir Sublimatgemische, Sublimatalkohol, Sublimateisessig und die von Nowikoff (05, S. 433) so besonders empfohlene Gilsonsche Flüssigkeit, sowie Osmiumgemische. Von dem letzteren verwandte ich fast ausschließlich und mit gutem Erfolge die Flemmingsche Lösung.

Um schnellstes Eindringen dieser Flüssigkeiten zu ermöglichen, ist es jedoch unbedingt nötig, den Ocellen tragenden Teil des Cephalothorax mit einer feinen Schere abzupräparieren. Ich habe die angeführten Flüssigkeiten dann teils heiß, teils kalt angewandt und in beiden Fällen gute Konservierung des Gewebes erzielt.

Wie bei fast allen Arthropoden erschwert die Cuticula die Herstellung dünner Schnittserien außerordentlich. Ich bin diesem Übelstande auf verschiedene Weise begegnet. Am häufigsten habe ich nach dem Einbetten, wie es Hesse (01, S. 349) empfiehlt, teils mit einem feinen Messer, teils mit dem Mikrotom, erst die Linse entfernt und nochmals eingebettet. Da mir aber auch daran lag, die Linsenstruktur und die Zusammenhänge der Linse mit dem Gewebe zu studieren, so mußte ich auch versuchen, nach vorherigem Erweichen die Objekte mit der Linse zu schneiden.

Vorzügliche Dienste leistete mir hierbei die für diesen Zweck oft empfohlene Salpetersäure. Ich wandte ein Gemisch von 10 Teilen Alkohol 95% und 1—1½ Teilen HNO_3 (63%) an. Objekte, die auf

diese Weise je nach der Größe 12—36 Stunden behandelt waren, konnten mit der Cuticula noch gut 5 μ geschnitten werden. Zum Studium der feinsten Strukturen benutzte ich natürlich nur Objekte, an denen die Cuticula entfernt war, und die mir daher gestatteten, Schnitte von 2 μ und vereinzelt noch dünnere zu erreichen[1].

Da das Zwischengewebe aller Spinnenaugen stark mit Pigment erfüllt ist, ist es nötig, pigmentierte Schnitte mit pigmentfreien zu vergleichen. Anfänglich habe ich nach der von NOWIKOFF (05, S. 433) verwendeten Methode in toto entpigmentiert, indem ich die abpräparierten Stücke des Cephalothorax auf Watte in Alkohol 95%, dem einige Tropfen HNO_3 und eine Messerspitze $KClO_3$ zugefügt waren, legte. Jedoch ergab sich dabei der Übelstand, daß ich dem Objekt von außen nicht ansehen konnte, ob es vollständig entpigmentiert war oder nicht. Meist saß das Pigment an Stellen, deren Histologie für die Auffassung der Augen wichtig ist, wie z. B. in der Iris, trotz langer Einwirkung noch fest. Ich beschloß daher, da ich doch keine Färbungen in toto vornahm, erst auf Schnitten zu entpigmentieren, und kann dies besonders empfehlen, da man den Vorgang hier von Zeit zu Zeit unter dem Mikroskop kontrollieren kann.

Zum Bleichen der Schnitte verwertete ich die oxydierende Wirkung des Wasserstoffsuperoxyds und des freien Chlors, und zwar letzteres am häufigsten. Im Färbeglas stellte ich mir eine Mischung von drei Teilen Alkohol 95% und einem Teil frischem Chlorwasser her. Diese Mischung bleicht außerordentlich gut. Nach etwa 1 Stunde sind die Schnitte völlig pigmentfrei und können nach gutem Auswaschen in Wasser mit jeder beliebigen Farbe tingiert werden. Die Mischung hat ihre entpigmentierende Wirkung verloren, sobald sie farblos geworden ist und den charakteristischen Geruch des Acetaldehyds angenommen hat, durch Oxydation des Alkohols und Bildung von Salzsäure.

Färbungsmethoden. Für Übersichtsbilder benutzte ich öfters Hämatoxylin-Eosin, meistens jedoch die von WEIGERT (Zeitschrift für wiss. Mikroskopie Bd. XXI, S. 1) angegebene vorzügliche Kernfarbe mit Hämatoxylin-Eisenlack, die mir Herr Prof. SCHUBERG warm empfohlen hatte. Nach dieser Kerntinktion färbte ich mit 1%igem wässerigen Säurefuchsin, da die von WEIGERT angegebene Nachfärbung mit dem VAN GIESONschen Gemisch hier gar keine brauchbaren Resultate lieferte.

[1] Da beim Anfertigen solch dünner Schnitte selbst das schärfste Messer nicht mehr gleichmäßig arbeitet, schwankte die erlangte Dicke wohl zwischen 3 und 1 μ.

Digitized by Google

Zur Untersuchung der Strukturen nahm ich nur die dünnsten Schnittserien und habe diese mit Erfolg mit Eisenhämatoxylin nach Bütschli und Heidenhain gefärbt. Ebenfalls vorzügliche Strukturbilder lieferte mir die Dahliafärbung nach Schuberg (diese Zeitschr. Bd. LXXIV, S. 193).

Zum Nachweis der früher so oft beschriebenen Neurofibrillen habe ich außer den Eisenhämatoxylinmethoden auf mehreren Schnitten die Nachvergoldung nach Apáthy (Mitteil. zoolog. Station Neapel Bd. XII, 1897, S. 729) versucht. Die Resultate dieser Färbungen werden noch einzeln geschildert werden.

I. Benennung und Lage der Augen.

Schon in meiner vorläufigen Mitteilung (07) habe ich in kurzen Zügen das hervorgehoben, was ich an den mir damals zu Gebote stehenden sieben Arten feststellen konnte. Bis zum Abschluß der vorliegenden Untersuchung habe ich die Sehorgane der 17 obengenannten Spinnenarten geprüft. Ich bin somit imstande, über die Augen von Vertretern fast aller wichtigeren Familien berichten zu können. Die Fülle des Materials zwingt mich, den Bau der Augen der obengenannten Spinnen nicht einzeln zu beschreiben, sondern zunächst die Augen in ihrer Gesamtheit zu betrachten, dann die einzelnen Elemente zu schildern und auf die Abweichungen dieser oder jener Art hinzuweisen.

Da ich an dieser Stelle nicht beabsichtige, ausführlicher auf die historische Entwicklung der Erkenntnis des so kompliziert gebauten Spinnenauges einzugehen, so schicke ich nur das voraus, was zum Verständnis des sog. »Dimorphismus« der Ocellen nötig ist. Im übrigen werde ich die Befunde früherer Autoren an den entsprechenden Stellen anführen, um sie zum Teil bestätigen, zum Teil aber auch erweitern und berichtigen zu können.

Grenacher (79) hat zuerst die Ocellen mehrerer Spinnen eingehend untersucht. Schon er erkannte, daß die Augen der Spinnen »dimorph« gebaut sind, daß also bei jeder Spinne zwei völlig voneinander verschiedene Augenarten vorhanden sind. Über diesen »Dimorphismus«, wie er es nennt, konnte er keine Angaben machen, da er sich mit der Entwicklungsgeschichte der Augen nicht näher beschäftigt hat.

Bertkau (86) bestätigte diese Angaben und erweiterte sie, indem er nachwies, daß die beiden Mittelaugen der ersten Reihe bei allen Spinnen gleich gebaut sind, während die sechs übrigen von jenen

Digitized by Google

verschieden, aber wiederum unter sich gleich sind. Er nannte die beiden ersteren »Hauptaugen«, die sechs übrigen »Nebenaugen«.

Wie bekannt, handelt es sich bei dieser Verschiedenheit um die Tatsache, daß in den sog. »Hauptaugen« der Kern der Retinazellen proximal von den Stäbchen liegt, während in den Nebenaugen, die ein Tapetum besitzen, die Retinakerne distal von den Stäbchengebilden liegen. Den Grund dieser scheinbaren Umkehrung der Retinazellen in einem der beiden Augentypen konnte auch BERTKAU nicht erklären.

GRABER (80) hatte die Spinnenaugen auf Grund der oben erwähnten Tatsache in »Augen mit postbacillärem Kern« (Hauptaugen) und »Augen mit präbacillärem Kern« getrennt, um damit die Lage des Kernes zu den Stäbchen hervorzuheben.

Später fand KISHINOUYE (91), daß die Augen der Spinnen mit denen der Skorpione nach Bau und Entwicklung homolog seien. Er schlug deshalb vor, sie nach Analogie der Bezeichnung der Skorpionaugen »Lateral- und Medianaugen« zu nennen, um eine Übereinstimmung der Augenbenennung in der Klasse der Arachnoideen herbeizuführen. So sagt er (91, S. 383):

»The lateral eyes of spiders were called« ‚Augen mit präbacillärem Kern‘ by GRABER, and ‚Nebenaugen‘ by BERTKAU, but as they are homologous as a whole to the lateral eyes of scorpions and to the lateral compound eyes of *Limulus*, I propose to call them lateral eyes, ...«

Auch HENTSCHEL (99, S. 515) bemerkt, daß er die BERTKAUschen Benennungen nicht für ganz berechtigt halte, und daß dadurch nur »ein morphologisches Verhältnis zum Ausdruck gebracht würde, denn in biologischer Beziehung dürften die ‚Nebenaugen‘ keineswegs den ‚Hauptaugen‘ gegenüber eine untergeordnete Rolle spielen«. Nur um neue Bezeichnungen zu vermeiden, hat HENTSCHEL die alten beibehalten, trotzdem er nachweisen konnte, daß die sog. Hauptaugen invertiert und die Nebenaugen vertiert seien.

Auf Grund der Befunde KISHINOUYES, der für die Entwicklung der Augen von *Agalena* ähnliches nachwies, hatten nun KORSCHELT und HEIDER (90) der Unterscheidung zwischen Haupt- und Nebenaugen eine größere Bedeutung beigelegt (S. 594): »die Haupt- und Nebenaugen sind nicht nur durch den Bau, sondern auch durch den Modus ihrer Entwicklungsgeschichte verschieden, wodurch eine derartige (?) Bezeichnung berechtigt wäre«.

Die letztgenannten Autoren halten also diese Unterscheidung für berechtigt. Es bleibt dabei jedoch unklar, ob sie damit nur haben

Digitized by Google

ausdrücken wollen, daß die Unterscheidung zwischen beiden Augentypen berechtigt sei, oder daß gerade diese Benennungen hier am Platz seien.

Schon früher (07) wies ich darauf hin, daß ich aus anatomischen, biologischen und besonders ontogenetischen Gründen die BERTKAUschen Benennungen nicht beibehalten könne und daher die Bezeichnungen: Invertierte und Convertierte[1] Augen vorschlage.

Ich möchte gleich hier betonen, daß ich auch für diejenigen invertierten Augen, die infolge späterer »Reversion« den Anschein eines einfachen, convertierten Auges gewähren können, und die SCHIMKEWITSCH (06, S. 66) sekundär nicht invertierte Augen nennt, die Benennung invertierte beibehalten möchte, da sie alle durch Inversion entstanden sind. Im folgenden will ich die Gründe anführen, die mich zu der Änderung bewogen. Schon BERTKAU (85), der die Bezeichnung zuerst aufstellte, mußte zugeben (S. 628), daß die Hauptaugen mancher Spinnen unvollkommener gebaut seien als die Nebenaugen, und daß sie vor diesen nur die Accommodationsmuskeln voraus haben.

Man könnte aber aus BERTKAUS Bezeichnungen leicht schließen, daß die physiologische Leistungsfähigkeit dieser »Hauptaugen« (vordere Mittelaugen) bedeutender sei als die der »Nebenaugen«. Schon aus diesem Grunde möchte ich diese Namen verwerfen, denn wie ich schon früher (07) für die Nebenaugen von *Lycosa* zeigte, deutet ihre Größe sowie ihr Stäbchenreichtum auf eine bedeutendere Sehschärfe (Textfig. 1*b*), als die der Hauptaugen hin. Auch die Anwesenheit eines reflektierenden Tapetums berechtigt wohl zu diesem Schlusse. So besitzt auch das Nebenauge bei einer *Lycosa* nach BERTKAUS annähernd genauer Zählung etwa 2500 Stäbchengebilde, während ich die des Hauptauges nur auf etwa 280—310 schätzen konnte. Nicht ohne Interesse ist auch wohl, daß bei der von mir untersuchten *Dysdera* die »Hauptaugen« völlig fehlen und nur die sechs »Nebenaugen« vorhanden sind.

Nun hat KISHINOUYE (91) in dankenswerter Weise den Versuch gemacht, die Augen aller Arachnoideen zu homologisieren, indem er überall zwischen Lateral- und Medianaugen unterschied.

---

[1] Ich schlage vor, die Bezeichnung »convertiert« statt der seit einiger Zeit eingebürgerten »vertiert« zu gebrauchen; einmal deshalb, weil »vertiert« keinen Gegensatz zu »invertiert« ausdrückt, sondern eigentlich dasselbe besagt, während convertere doch wenigstens auch in der Bedeutung von »hinwenden oder zuwenden« gebraucht wird. Zweitens aber wird dadurch der häßliche Doppelsinn vermieden, welchen »vertiert« in der neueren deutschen Orthographie unwillkürlich erhält.

Digitized by Google

Doch lassen sich diese Bezeichnungen nicht bei allen Spinnen auf die Augenstellung anwenden, denn nach ihm wären dann auch die Mittelaugen der zweiten Reihe, die genau in der Mitte des Kopfabschnittes liegen, Lateralaugen.

Ursprünglich beabsichtigte ich nicht, die Terminologie wiederum zu ändern. Jedoch überzeugte ich mich im Laufe der eingehenden Untersuchung der Anatomie und Entwicklung, daß es am vorteilhaftesten sei, die Benennungen Invertierte und convertierte Augen einzuführen. Ich beschreite damit den von KISHINOUYE angebahnten Weg der Homologisierung der Ocellen aller Arachnoideen.

Die Entstehung der »Hauptaugen« durch Einstülpung wurde schon früh durch LOCYS (86) und MARKS Arbeiten (87) bekannt. Diese Autoren schrieben auch den Nebenaugen Inversion zu.

KISHINOUYE (91) war der erste, der für *Agelena* nachwies, daß die Entwicklung der »Lateralaugen« auf einem einfachen Einsenkungsprozeß der Hypodermis ohne Inversion beruhe. HENTSCHEL (99) fand dasselbe bei *Lycosa*. Ich selbst kann diese Befunde für *Lycosa* bestätigen und habe bei *Epeira*, *Zilla*, *Meta*, *Tegenaria* und *Argyroneta* ebenfalls gefunden, daß die sog. Nebenaugen einfache convertierte Augen sind. Als Belege der Entwicklung der invertierten Augen dienen mir ein sagittaler Längsschnitt (Taf. XV, Fig. 1) und ein horizontaler Längsschnitt (Taf. XV, Fig. 2) durch die Augenanlage eines Embryos von *Epeira*, dessen Alter ich mir leider nicht genau notiert habe. In Fig. 1 ist die Einstülpung noch besonders gut zu sehen. Fig. 3 und 4 zeigen dagegen die erste Entstehung des convertierten Auges aus einer einfachen Einsenkung ohne Umkehrung. Besonders Fig. 3 zeigt, daß der zur späteren Retina werdende Teil der Hypodermis (Fig. 3 *rt*) einfach einsinkt, während die seitlich von dieser Einsenkung liegenden Zellen in die Länge wachsen und zum Teil distal von der Retina (Fig. 4 *gl*), zum Teil proximal (Fig. 4 *pig.zw*) eine Lage von Zellen bilden.

Wie bereits oben bemerkt, sollen diese Abbildungen 1—4 nur als Belege für die Richtigkeit der von mir vorgeschlagenen Bezeichnungen »invertierte und convertierte Augen« dienen, da ich in dieser Arbeit nicht beabsichtige, die Entwicklung ausführlicher zu behandeln.

Bevor ich zu meinem eignen Thema übergehe, möchte ich noch betonen, daß die von mir vorgeschlagenen Benennungen auch auf die Ocellen der übrigen Arachnoideen passen, da fast überall außer zwei invertierten Augen noch mehrere convertierte vorkommen, soweit die Entwicklungsgeschichte bekannt ist.

Digitized by Google

Die Augenstellung ist bei den einzelnen Spinnen sehr verschieden und spielt in der Systematik eine überaus wichtige Rolle. Sie ist völlig abhängig von der Lebensweise der betreffenden Spinnen. Zunächst möchte ich die Stellung der Augen am Cephalothorax etwas näher betrachten und dann zur Richtung der Sehachsen übergehen.

Die Klasse der Spinnen zerfällt nach Bösenberg (01/03) in zwei große Untergruppen:

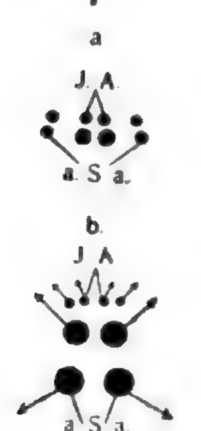
1) Spinnen mit acht Augen,
2) Spinnen mit sechs Augen.

Zu letzteren gehören nur einige wenige Gattungen. Zu ersteren dagegen die große Mehrzahl der bekannten Spinnen.

Bösenberg teilt diese dann wieder ein in

a. Spinnen mit zwei Augenreihen,
b. Spinnen mit drei Augenreihen.

Diese Einteilung schließt zugleich eine weitere in bezug auf die Lebensweise der einzelnen Spinnen ein. Fast alle Spinnen mit zwei Augenreihen bauen Fangnetze, um ihre Beute darin zu verstricken (Sedentaria, Netzspinnen); während die Spinnen mit drei Augenreihen nie Fangnetze bauen, sondern ihre Beute im Sprunge erreichen (Vagabundae, freilebende Spinnen). Wir werden sehen, daß diese beiden Gruppen sowohl hinsichtlich der Stellung als besonders des Baues der Augen differieren, und daß die Augen der freilebenden Spinnen naturgemäß weit höher entwickelt und vollkommener sind, als die der Netzspinnen.



Textfig. 1.
a, Augenstellung von *Epeira*. *b*, Augenstellung von *Lycosa*. *J.A*, die invertierten Augen. Die Pfeile geben die Richtung der Augenachsen an. *a.S.a*, äußere Seitenaugen der 2. bzw. 3. Reihe.

Betrachten wir zunächst die für die Netzspinnen charakteristische Stellung der Augen. Textfig. 1 *a* gibt die Augenstellung bei *Epeira* an. Die beiden Augenreihen stehen am vorderen oberen Rande des sog. Cephalothorax. Die beiden Mittelaugen der vorderen Reihe sind die invertierten Augen (*J.A*). Für die Netzspinnen ist, wie gesagt, die Stellung der beiden Augenreihen in zwei mehr oder weniger geschweiften Linien, nur am vorderen oberen Rande des Cephalothorax charakteristisch, so daß der Sehkreis der Augen nur nach vorn liegt. Alle Netzspinnen bauen nun ein Fangnetz und die meisten, im Anschluß daran, eine Wohnungsröhre, von wo aus sie das Netz überschauen können. Aus diesem Grunde ist es vorteilhaft, wenn möglichst alle Augen ihre Richtung nach vorn nehmen.

Ganz anders dagegen stehen die Augen der freilebenden Spinnen (Vagabundae), die weder ein Fangnetz noch ein Wohnungsnetz bauen. Als Beispiel wähle ich die weit verbreitete *Lycosa*. Diese Spinne lebt immer am Boden und erbeutet ihre Nahrung im Lauf und Sprung. Sie muß daher einen möglichst großen Gesichtskreis besitzen, um ihre ganze Umgebung beobachten zu können, und ihre Augen müssen besonders scharf sein, damit sie die Beute in sicherem Sprunge erreichen kann. Deshalb sind die Seitenaugen der zweiten Augenreihe weiter rückwärts verlegt und bilden eine dritte Reihe (Textfig. 1*b a.S.a.*). Dazu kommt, daß speziell bei den freilebenden Spinnen sich auf dem Cephalothorax ein scharf ausgeprägter Kopfabschnitt erhebt, an dessen seitlicher Wölbung die vier großen convertierten Augen sitzen. An der vorderen vertikalen Fläche dieses Kopfabschnittes stehen die vier Augen der ersten Reihe. Die Achsen der beiden convertierten Augen der ersten Reihe bilden einen Winkel von 90° untereinander. Der Gesichtskreis der Augen der ersten Reihe liegt also nur vor der Spinne. Interessant ist ferner noch, daß die Achse der invertierten Augen (Textfig. 1 *b J.A*) genau horizontal verläuft, während die der convertierten Augen der ersten Reihe immer etwas nach unten gerichtet ist.

Die vier großen convertierten Augen der zweiten und dritten Reihe stehen an den seitlichen, gewölbten Flächen des Cephalothorax und übersehen den ganzen Raum neben, über und hinter der Spinne. Dies kommt dadurch zustande, daß die Achsen der Augen der zweiten Reihe nach vorn oben und seitlich, die der dritten Reihe nach hinten oben und seitlich gerichtet sind. Da nun diese großen convertierten Augen außerordentlich viele Stäbchengebilde besitzen, und jedes von ihnen einen Sehwinkel von über 120° besitzt, ist ihr Gesichtskreis so groß, daß die Spinne ohne sich zu bewegen alles beobachten kann, was im Umkreise vorgeht, ein Umstand, der für ihre ganze Lebensweise jedenfalls von großer Bedeutung ist.

II. Anatomie und Histologie der Augen.

A. Allgemeine Orientierung über den gröberen Bau.

Vor der Schilderung der einzelnen Elemente des Spinnenauges, scheint es wichtig, den gröberen Bau kurz zu skizzieren.

Alle Augen bestehen aus zwei deutlich voneinander geschiedenen Abschnitten, einem dioptrischen Teil und einem lichtrecipierenden Teil. Der dioptrische Teil besteht aus der von der Körpercuticula gebildeten Linse und dem aus der Hypodermis hervorgegangenen Glaskörper.

(Taf. XV, Fig. 5, Taf. XVI, Fig. 20, 21, 25 *L.gl*). Der innere lichtrecipierende Teil des Auges wird gebildet von der Retina und der sog. Nervenfaserschicht (Fig. 5, 20, 21, 25). Nach innen wird der Augenbulbus durch die postretinale Membran abgeschlossen[1].

Einen charakteristischen Hauptunterschied zwischen invertierten und convertierten Augen bildet der Bau der Retina.

Während im invertierten Auge der Kern der Retinazelle immer proximal vom Stäbchengebilde liegt (Fig. 5 *rzk*), findet man im convertierten Auge die Kerne immer dicht hinter dem Glaskörper distal von den Stäbchengebilden (Fig. 20, 21, 25 *rzk*). Die Ursache und die Bedeutung dieses auffallenden Unterschiedes bildete, zugleich mit der Frage nach der Art der Innervierung der Retinazellen, einen Hauptstreitpunkt in der Auffassung der Spinnenaugen.

Ein lichtreflektierendes Tapetum kommt nur in den convertierten Augen dicht unter den recipierenden Stäbchengebilden vor (Fig. 20 *tap*, 25 *tpstr*). Innerviert werden die Augen durch einen direkt vom Gehirn ausgehenden Nerven. In den invertierten Augen tritt der Nerv immer mehr oder weniger von der dorsalen Seite ins Auge (Fig. 5 *n.o*), während bei fast allen convertierten Augen der Eintritt des Nerven am proximalen Augenpol liegt (Fig. 20, 21, 25 *n.o*).

B. Der feinere Bau der invertierten Augen.

(Fig. 5—19.)

1. Bauprinzip.

Die früher als » Hauptaugen « bezeichneten invertierten Augen sind trotz ihres einfachen Baues bei den einzelnen Gattungen sehr verschieden. Auch hier müssen wir die invertierten Augen der Netzspinnen von den höher entwickelten Augen der freilebenden unterscheiden. Bei beiden Gruppen sind die Glaskörperzellen völlig radiär zur Linse gestellt und gehen peripher kontinuierlich in die Hypodermiszellen über. Die Retina ist jedoch bei beiden Gruppen völlig verschieden.

Betrachten wir zunächst kurz die Retina der Netzspinnen. Wie wir wissen, ist die Retina aus dem äußeren Blatt der Einstülpungsblase (Augenbecher) hervorgegangen (Fig. 1 *rt*). Der Nerv trat auf diesem Entwicklungsstadium zwischen Glaskörper (d. h. der der Retina aufliegenden Hypodermis) und der Retina ein (Fig. 1 *n.o*). Bei den auf niedriger

---

[1] Diese Membran stellt HENTSCHEL (99) den beiden eben besprochenen Teilen des Auges als dritten gegenüber. Ich muß jedoch aus später zu erörternden Gründen diese Membran nur als Teil der Retina auffassen, da sie zum Zwischengewebe der Retina gehört.

Digitized by Google

Entwicklungsstufe stehen bleibenden Augen der Netzspinnen ist dieser dorsale Eintritt des Nerven noch völlig erhalten (Fig. 5 *n.o*). Die einzelnen Nervenfasern verbinden sich hier mit den Retinazellen zwischen deren Kern- und Stäbchenteil (Fig. 5 u. 9). Die Retinazellen sind durch stark pigmentiertes Zwischengewebe (Zwischenzellen) voneinander getrennt, nur ihre distalen »Stäbchenteile« stoßen zusammen, um an den Berührungsstellen die Stäbchengebilde auszuscheiden (Fig. 5 und 9).

Bei freilebenden Spinnen ist der Nerv durch sog. »Reversion« (nach HENTSCHEL, S. 514) an den inneren Pol des Auges gerückt und tritt dann mehr oder weniger in der Augenachse ein. Die Nervenfasern gehen dann einfach in die proximalen Enden der Retinazellen über, die in ihrer mittleren Region den Kern und am distalen Ende die Stäbchen bilden (Fig. 14). Bei dieser Gruppe fand ich immer, daß die Retinazellen bis zum Glaskörper durch Zwischengewebe völlig voneinander isoliert waren, was erst durch sekundäres Vordringen dieses Gewebes entstanden ist (Fig. 14). Es kommen allem Anschein nach auch Übergangsformen zwischen den beiden geschilderten Gruppen vor, wie wir später sehen werden.

Ein Tapetum kommt in den invertierten Augen nicht vor, wohl aber besitzen alle einen oder mehrere Muskeln, die zum Teil als Bewegungs-, zum Teil als Accommodationsmuskeln zu deuten sind.

Ich gehe nun zur eingehenden Besprechung der einzelnen Elemente der invertierten Augen über.

2. Die Linse.

Die Linse bildet den Hauptteil des dioptrischen Apparates des Auges. Von den früheren Autoren: GRENACHER (79), BERTKAU (85), PURCELL (94) und REDIKORZEW (00), wurde die Linse der Arachnoideen und andrer Arthropoden in jeder Hinsicht gut untersucht, so daß ich nur weniges hinzufügen kann.

Wie die Körpercuticula ein Abscheidungsprodukt der Hypodermis ist, so entsteht auch die Linse als Secret der Glaskörperzellen. Sie besitzt eine geschichtete Struktur aus abwechselnden stärker färbbaren, stärker brechenden, und heller gefärbten, schwächer brechenden Schichten (Taf. XVI, Fig. 20, 21, 25). Die so oft beschriebenen Porenkanäle, in senkrechtem Verlauf zu dieser Schichtung, muß ich bestimmt verneinen. Vielmehr glaube ich, daß es sich auch bei den Spinnen um eine Zellzeichnung in der Linse handelt, ähnlich wie es REDIKORZEW (00) bei Insekten gefunden hat.

Allerdings zeigen meine Schnitte in der Außenlage der Linse sowohl,

Digitized by Google

wie in der Cuticula (Fig. 20, 21, 25 *La*), von der ich noch zu sprechen habe, immer bedeutende Risse und Sprünge. Doch möchte ich dies teils auf die Wirkung der verschiedenen Reagenzien auf die spröde Außenlage, teils auf die zerreißende Wirkung des Messers, infolge der großen Härte der Linse, zurückführen, zumal da an einer frisch im Blute des Tieres untersuchten Linse nichts derartiges zu sehen ist.

Wie bei den meisten Arthropoden ist die Cuticula und mithin auch die Linse aus drei Lagen zusammengesetzt. Die Außenlage (Fig. 5, 20, 21, 25 *La*) ist nicht tingierbar und infolge ihrer Dichte am stärksten lichtbrechend. Auf den meisten Präparaten hat sie einen hellgelben, bei *Lycosa* einen hellbraunen Ton und behält auch in der Linse ihre überall gleiche Dicke bei. Die Mittellage (Fig. 5, 20, 21, 25 *Lm*) der Cuticula ist stark pigmentiert. Sie ist meist äußerst dünn und wird nur über der sog. »Iris« dicker, um anscheinend ebenfalls seitliches Licht abzublenden. Bei Lycosiden ist die pigmentierte Mittellage weit stärker und erreicht oft die doppelte Dicke der Außenlage. Auf der Linse ist sie dann naturgemäß pigmentfrei. Die Innenlage (Fig. 5, 20, 21, 25 *Li*) bildet den Hauptteil der Linse; sie ist infolge ihrer Weichheit und geringeren Dichte sehr leicht färbbar. — Die Gestalt der Linse ist immer eine symmetrische. Die Wölbungen ihrer beiden Flächen sind ungleich, die äußere ist meist schwächer gekrümmt.

Für die einzelnen Spinnen hat Bertkau (85) die Gestalt der Linse eingehender besprochen, so daß ich dies hier übergehen kann.

An der Übergangsstelle der Linse in die Körpercuticula zieht eine tiefe innere Rinne rings um die Linse, die von besonders differenzierten Zellen der Hypodermis, der Iris, ausgefüllt ist (Fig. 5, 25).

3. Der Glaskörper.

Als weiterer dioptrischer Apparat liegt unter der Linse der Glaskörper. Er ist ein besonders differenzierter, durchsichtiger Teil der Hypodermis, der die Retina von der Linse trennt (Taf. XV, Fig. 5 und 6 *gl*). Die Hypodermiszellen (*hy*) sind in distaler Richtung in die Länge gewachsen und erreichen etwa das Vierfache ihrer ursprünglichen Höhe. Unter der Linse sind sie zu hohen Cylinderzellen geworden, deren Kern an der Basis liegt (Fig. 5 und 6 *glk*). An der Übergangsstelle des Glaskörpers in die Hypodermis werden die Zellen mehr spindelförmig, und der Kern liegt dort nicht mehr an der Zellenbasis, sondern mehr in der Mitte (Fig. 6 *ir*).

Um über die Natur dieser Glaskörperzellen völlig ins klare zu

Digitized by Google

kommen, war es nötig, Querschnitte mit Längsschnitten zu vergleichen und außerdem die Zellen frisch zu studieren.

Die Glaskörperzellen erinnern ihrem Aussehen nach besonders auf Querschnitten an die Chordazellen niederer Wirbeltiere (Fig. 8 *glz*), doch scheint ihre Funktion der der »Becherzellen« ziemlich gleich zu kommen. Auch bei den Glaskörperzellen ist das Zellplasma auf den hintersten Teil der Zelle beschränkt und reicht an den Seitenwänden in dünner Lage bis zur Linse (Fig. 6 und 8 *gl.pl*). An der basalen Wand der Zelle liegt, von einer dünnen Plasmalage umschlossen, der Kern (Fig. 6 und 8 *glk*), der relativ klein ist; er liegt dann genau in der Mitte der Zellenbasis (Fig. 6 und 7 *glk*).

Nur bei den Lycosiden und verwandten Formen, deren Glaskörperzellen besonders groß sind, wobei das Plasma noch weiter reduziert wurde und überall nur noch in ganz dünner Lage der Zellwand anliegt, hat der Kern eine mehr spindelförmige Gestalt angenommen (Fig. 8 *glk*). Die Kerne liegen dann dicht an die Basis der Seitenwand der Zelle angeschmiegt, ebenfalls nur von ganz dünner Plasmalage umschlossen (Fig. 8 und 25 *glk*).

Während also das Plasma der Glaskörperzellen nur auf die Seitenwände und die Basis beschränkt ist, wird die ganze übrige Zelle im lebenden Zustand von einem Secret ausgefüllt (Fig. 6 und 8 *gls*). Auf Schnitten sind nur noch Reste dieses Secrets zu finden (Fig. 6), während die Hauptmasse durch die Behandlung mit den verschiedenen Reagenzien in Lösung ging. Auf Präparaten von frisch im Blute der Tiere zerzupftem Glaskörper zeigte es sich, daß das durchsichtige Secret äußerst stark lichtbrechend ist.

Schon Grenacher (79, S. 41) hat bei frisch zerzupftem Glaskörper von *Phalangium* festgestellt, daß die Zellen »im frischen Zustand stark lichtbrechend sind, und daß die Wände kaum zu erkennen sind«. Ich kann dies auch für die Araneinen bestätigen. Er beobachtete weiter, daß »die Zellwände bei Einwirkung von Alkohol stärker würden und der Inhalt der Zelle sein Lichtbrechungsvermögen einbüßte«. Die Zellwände erscheinen »stärker«, weil die bis zur Linse sich erstreckende dünne Plasmalage gerinnt. Die Glaskörperzellen scheiden also in ihrem Innern ein zähflüssiges, stark lichtbrechendes Secret ab.

In allen invertierten Augen sind die Glaskörperzellen regelmäßig radiär zur Linse gestellt, was aus der Entwicklung des Auges leicht zu verstehen ist. Sie gehen nämlich aus cylindrischen Hypodermiszellen hervor (vgl. Fig. 1 und 2 *gl*). Eine unsymmetrische

Digitized by Google

Ausbildung, wie wir sie später bei convertierten Augen zu besprechen haben, kann also hier nicht vorkommen.

Zuweilen kommt es an den Kanten der Zellen zur Bildung von Intercellularräumen, die anscheinend ebenfalls mit Secret erfüllt sind (Fig. 7 *int*).

Von der Retina wird der Glaskörper durch eine scharfe Trennungslinie, die präretinale Membran, geschieden (Fig. 6 *pr.m*). Früher schrieb man dieser Membran eine zellige Natur zu und behandelte sie als selbständigen Teil der Retina. HENTSCHEL (99) hat nachgewiesen, daß sie nur eine Abscheidung des Plasmas der Glaskörperzellen ist.

Sie geht allseits in die von den Hypodermiszellen proximal ausgeschiedene starke Basalmembran über (Fig. 5 und 6).

Die Übergangsstelle des Glaskörpers in die Retina, die sog. Iris (Fig. 6 *ir*), müssen wir noch einen Augenblick näher betrachten. Im frischen Zustand ist die Iris stark pigmentiert und leistet den Bleichungsflüssigkeiten großen Widerstand. Um diese Stelle genau studieren zu können, ist es aber unbedingt nötig, sie völlig von Pigment zu befreien. Fig. 6 stellt einen pigmentfreien Längsschnitt durch das invertierte Auge von *Tegenaria* dar, auf dem die Übergangsstelle gut zu studieren war. Die Glaskörperzellen nehmen gegen die Iris zu an Höhe und Breite ab. Ihr Secretraum wird kleiner, so daß das Plasma allmählich die ganze Zelle erfüllt (Fig. 6 *). Die Iris umfaßt etwa sechs bis zehn Zellen (Fig. 6* bis *). Der Kern ist in die Mitte der Zellen gerückt, und diese sind ganz von stark pigmentiertem Plasma erfüllt. An der Umbiegungsstelle sind die Iriszellen (*ir*) infolge ihrer spindelförmigen Gestalt ineinander geschoben, so daß es den Anschein erwecken könnte, als sei die Iris hier zweischichtig. Die Iris hat die Funktion, seitlich ins Auge eintretendes Licht abzuhalten, wobei sie, wie wir oben gesehen haben, von dem breiten pigmentierten Ring der Mittellage der Linse unterstützt wird.

4. Die Retina.

Überall setzt sich die Retina aus zwei Arten von Zellen zusammen. Es finden sich nämlich zwischen den eigentlichen lichtempfindlichen Retinazellen (Fig. 5 *rz*), die an ihrem distalen Ende »Stäbchen« ausbilden, indifferente Zwischen- oder Stützzellen (*pig.zw*). Nur diese letzteren sind mit Pigment erfüllt, während ich in den Retinazellen selbst nie Pigment beobachtete, wie es GRENACHER (79), BERTKAU (85) und HENTSCHEL (99) beschrieben. Es ist zu verwundern, daß allen den genannten Autoren, die im Zwischengewebe dicht hinter dem Stäbchen

liegenden Kerne (Fig. 5 *zwk*) völlig entgangen sind. Dagegen hat man schon lange erkannt, daß in der Retina der Spinnen nie »Retinulaebildungen vorkommen«, d. h. Gruppen von mehreren Retinazellen, die an ihrer Berührungsstelle ein einziges Rhabdom ausscheiden, sondern daß hier jede einzelne Zelle ein besonderes Stäbchengebilde ausscheidet.

5. Die Retinazellen.

Bei fast allen Netzspinnen tritt, wie schon erwähnt, der Nerv von der dorsalen Seite, etwa in einem rechten Winkel zur Augenachse ein (Fig. 5 *n.o*). Dies ist der Grund für die eigenartige Innevierung der einzelnen Retinazellen zwischen deren Kern- und Stäbchenteil (Fig. 5 und 9). Die Retinazellen besitzen etwa die Gestalt eines Destillierkolbens (Fig. 9). Ich habe zur Abbildung sagittale Schnitte durch das Auge von *Tegenaria* benutzt, die mir für diese Verhältnisse am klarsten zu sein schienen. Die Zellen sind nur in der Mitte der Retina genau radiär zur Linse gestellt (Fig. 5 und 9 *rz*), und hier sehr schmal und lang. Im distalen oder Stäbchenteil scheidet das Plasma, da die Zellen sich hier allseitig berühren, im ganzen Umfang der Zelle ein Stäbchengebilde ab (Fig. 5 und 9 *rec.el*). Im proximalen, etwas angeschwollenen Teile der Zelle liegt der Kern (Fig. 5 und 9 *rzk*). Etwa in der Mitte zwischen Kern und Stäbchen verbindet sich in diesen Augen die Nervenfaser mit den Retinazellen. Die Zelle macht an dieser Stelle eine leichte Biegung gegen die Nervenfaser hin. Am Rand des Auges nehmen die Retinazellen eine etwas andre Form an. Sie sind breiter und viel niedriger und liegen der präretinalen Membran fast parallel (Fig. 5 oben und 6). — Die merkwürdige Innervierung der Retinazellen, die, soweit mir bekannt ist, sonst nirgends vorkommt, findet ihren Grund in der Entwicklung des Auges. Sie läßt sich dadurch erklären, daß die Nervenfasern in den frühesten Stadien in das Distalende der Zellen traten (Fig. 1 *no*), wie es bei invertierten Augen Regel ist. Später wuchs dieses Ende der Retinazellen in distaler Richtung zu dem Stäbchenteil aus, während die Eintrittsstelle der Faser sich nicht verschob.

In den höher entwickelten invertierten Augen der freilebenden Spinnen wird die Form der Retinazelle ebenfalls durch den charakteristischen, fast axialen Eintritt des Nerven bedingt. Die einzelnen Nervenfasern treten, wie HENTSCHEL (99) beschrieb, von hinten an die Retinazelle heran. Die Übergangsstelle der Fasern in die Retinazelle konnte HENTSCHEL nicht verfolgen. Meine Präparate zeigen deutlich,

daß die Nervenfasern von hinten ohne äußerlich erkennbare Grenze einfach in die Retinazellen übergehen (Fig. 14 *). Die Retinazellen haben in diesem Falle eine etwa spindelförmige Gestalt. Dicht hinter dem Glaskörper bilden auch diese Zellen ihre lichtrecipierenden Stäbchengebilde aus. Zum Unterschied von den Netzspinnen sind hier sämmtliche Retinazellen radiär zur Linse gestellt.

Die einzelnen Retinazellen sind, wie bekannt, durch pigmentiertes Zwischengewebe voneinander isoliert. Bei Netzspinnen stoßen sie, wie oben bemerkt, im Stäbchenteile zusammen (Fig. 9), während sie bei freilebenden Spinnen vollständig voneinander isoliert sind.

Jede Retinazelle besitzt einen großen, fast kugeligen Kern, der in den invertierten Augen immer proximal von den Stäbchengebilden in einer keulenförmigen Anschwellung der Zelle liegt (Fig. 5, 6, 9, 14 *rzk*).

GRABER (80) schrieb den »Ganglienzellen«, wie er die Retinazellen nannte, drei Kerne zu, einen »Vorder-, Mittel- und Hinterkern«, die gleichzeitig in derselben Zelle vorkommen sollten. Den »Vorderkern« zeichnet er in seiner Abbildung dicht hinter der präretinalen Membran noch vor den Stäbchen, an einer Stelle, wo überhaupt kein Kern mehr liegen kann, da die Stäbchengebilde bis zum Glaskörper reichen. Diese Angaben wurden bereits früher von BERTKAU (85) und HENTSCHEL (99) dahin berichtigt, daß die Retinazellen nur einen, und zwar »postbacillären« Kern besäßen. Als den sogenannten Mittelkern deutete er jedenfalls die vorderen Kerne des Zwischengewebes (Fig. 9 *zwk*), das er ja überall übersah, welche er irrtümlicherweise an jenen Stellen in die Retinazellen verlegte.

Die Struktur des Protoplasmas der Retinazellen wurde von den älteren Forschern nur wenig beachtet. Nach BERTKAU (85, S. 607) soll es »ein Gerüst feiner Fädchen« sein, »das dicht hinter den Stäbchen in Kügelchen und Tröpfchen übergeht«. In neuester Zeit hat HESSE (01) im Plasma der Zellen, das er sonst nicht näher beschreibt, Neurofibrillen gefunden (S. 444). Er sagt hierüber: »Zwar konnte ich letztere Fibrillen nicht durch den ganzen Zellkörper in den Nervenfortsatz verfolgen, sie verlaufen aber nach dieser Richtung«.

Ich gehe nun zu den eignen Befunden über. Fig. 6 zeigt die Retinazellen von *Tegenaria* bei etwa 750facher Vergrößerung. Es könnte allerdings den Anschein erwecken, als seien in das lockermaschige Alveolenwerk des Plasmas Fibrillen eingelagert. Um diese Verhältnisse besser studieren zu können, müssen wir die stärksten Vergrößerungen zu Hilfe nehmen. Ich habe deshalb versucht, in Fig. 9 das Plasma zweier Retinazellen bei etwa 1500facher Vergrößerung möglichst

Digitized by Google

naturgetreu wiederzugeben. Die Zeichnung (nach einem in Wasser aufgestellten etwa 2 μ dicken Schnitte mit Eisenhämatoxylin [Bütschli] gefärbt), zeigt den lockeren, großmaschigen alveolaren Bau des -Plasmas. Leider ist der Grundton etwas zu dunkel angegeben. Doch ist leicht zu erkennen, wie durch die streckenweise Aufeinanderfolge der Wände der in die Länge gestreckten Plasmamaschen leicht der Anschein erweckt wird, als seien selbständige isolierbare Fibrillen eingelagert, die man, wie Hesse (01, S. 444) sagt, »nur eine Strecke weit verfolgen kann«. Leider bin ich im Zeichnen solcher Strukturen noch zuwenig geübt, so daß das von mir wiedergegebene Bild ein wenig schematisiert aussieht. Jedoch möchte ich nochmals betonen, daß ich besonders hervortretende, länger verfolgbare Fibrillen, trotz Anwendung der Eisenhämatoxylinmethoden und der Nachvergoldung nach Apáthy, nicht finden konnte, sondern überall denselben alveolaren Bau des Plasmas. In den Knotenpunkten der Alveolen sind stärker färbbare körnige Elemente eingelagert, die durch ihre Aufeinanderfolge in den reihenweise angeördneten Knotenpunkten noch wesentlich dazu beitragen, für kurze Strecken den Anschein von fibrillären Elementen zu erwecken.

Ähnliche längsgeordnete Reihen von Plasmawaben hat auch Purcell (94) für die Retinazellen von *Phalangium* beschrieben und abgebildet (diese Zeitschr. Bd. LVIII, Taf. II, Fig. 13). Einen besonders schönen alveolaren Bau zeigen die Retinazellkerne (Fig. 9 und 19 *rzk*). Sehr charakteristisch für diese sind die in den Knotenpunkten der Waben zwar in geringer Anzahl vorkommenden, aber sehr großen Chromatineinlagerungen (Fig. 9 und 19). Diese Tatsache erleichtert die Unterscheidung der Retinazellkerne von den Zwischengewebskernen sehr (Fig. 9 *rzk*, *zwk*), die ja auch meist klein sind, aber immer weit mehr und kleinere Chromatineinlagerungen haben. Die fast genau kugelrunde Gestalt der Retinazellkerne wurde bereits betont. Die Struktur des Plasmas an der Eintrittsstelle der Nervenfaser werde ich später im Zusammenhange mit der Struktur des Nerven und der Nervenfasern besprechen.

6. Recipierende Elemente (Stäbchengebilde).

Ich wende mich nun zu dem schwierigsten Teil meiner Untersuchung, zur Histologie der stäbchenartigen Gebilde. Es ist in letzter Zeit wiederholt darauf hingewiesen worden, daß die Bezeichnung »Stäbchen« für die Arthropodenaugen durchaus ungeschickt gewählt sei. Besonders versuchte Hesse (01) nachzuweisen, daß wir es hier

mit freien, lichtrecipierenden Endigungen von Neurofibrillen, den sog. »Stiftchensäumen«, zu tun hätten. Meine Präparate zeigen zwar bei schwacher Vergrößerung ähnliche Bilder; durch genaues Studium bei der stärksten Vergrößerung und den verschiedensten Tinktionen kann ich sie jedoch mit aller Bestimmtheit nur als eine besondere Differenzierung des alveolaren Retinazellplasmas und nicht als freie Fibrillenendigungen deuten.

Wenn ich also in bezug auf die Histologie dieser »recipierenden Elemente«, wie sie HESSE (01) nennt, mit ihm nicht übereinstimmen kann, so werde ich doch die von ihm gut gewählte Bezeichnung »lichtrecipierende Elemente« übernehmen, da sie nicht nur hier, sondern in allen lichtempfindlichen Organen besser anwendbar ist, als die meist unzutreffende Bezeichnung »Stäbchen«.

Über den feineren Bau dieser Elemente der Arthropoden liegt eine so umfangreiche Literatur vor, daß ich mich gezwungen sehe, hier nur das zu berücksichtigen, was über den Bau dieser Elemente bei Arachnoideen mitgeteilt wurde. Ich möchte an dieser Stelle ausnahmsweise einen kurzen Überblick über die geschichtliche Entwicklung der Erkenntnis dieser Elemente geben.

Die ersten näheren Angaben finden wir bei GRENACHER (79).

Ich berücksichtige an dieser Stelle nur das, was er von den invertierten Augen mitteilt. Er hat die »Stäbchen« des invertierten Auges von *Epeira* besonders untersucht (79, S. 44). »Die Stäbchen erscheinen prismatisch an beiden Enden rundlich abgestutzt, und, nach Erhärten in Alkohol, von nur geringem Lichtbrechungsvermögen. Sie werden durch eine äußerst zarte Längslinie halbiert, und außerdem habe ich zuweilen an den Rändern eine höchst feine, sich nicht bis zur Mittellinie erstreckende Querstreifung gesehen, als Andeutung einer hier sich findenden Blättchenstruktur.« Querschnitte lagen GRENACHER nicht vor.

BERTKAU (85, S. 598) äußert sich folgendermaßen über die Elemente des »Hauptauges«:

»Die meisten (?) Retinazellen lassen nun . . . an dem an den Glaskörper angrenzenden Teile die sog. Stäbchen hervorgehen, die hier diesen Namen vielleicht nicht mit Recht führen. Es sind dies nämlich nichts andres als das umgewandelte wandständige Plasma des Endteiles der Zelle selbst. Und zwar besteht die Umwandlung darin, daß das Plasma homogen, fester und stark lichtbrechend wird. Oft tritt diese Umwandlung im ganzen Umkreise der Sehzelle ein, und dann erscheint das Stäbchen somit als ein Röhrchen, in dessen innerem Hohlraum man immer unschwer einen Strang von gestricktem Plasma wahrnehmen kann, der mit dem Plasma der übrigen Zelle in Verbindung steht.«

HENTSCHEL (99) bespricht den Bau der Stäbchen in den »Hauptaugen« gar nicht.

Ganz besonders muß ich an dieser Stelle die Befunde HESSEs (01) anführen. Er hat die recipierenden Elemente in den invertierten Augen von *Epeira* und

Digitized by Google

Steatoda geschildert. Bei beiden kam er zum Resultat, daß die oben von BERTKAU beschriebene »Umwandlung des Plasmas darin bestehe (VII, 1901, S. 444), »daß sich am Zellrande ringsum ziemlich starke, eng stehende, senkrecht zur Oberfläche der Zelle gerichtete, kurze Striche finden, die nach innen an Dicke abnehmen und im Zellplasma verschwinden.« Jene Striche sollen dann im Zellinnern in feinste Fibrillen übergehen, die das Zellplasma durchziehen, die aber HESSE nie bis zum Nerven verfolgen konnte.

Den recipierenden Elementen der Phalangiden schrieb PURCELL (94) einen wabigen Bau zu. Und zwar unterschied er zwischen einem axialen stärker färbbaren und einem äußeren, weniger gefärbten Teile.

Die Augen der Hydrachniden hat LANG (05) untersucht und kam etwa zu folgenden Resultaten (05, S. 468): »Es haben die Retinazellen nur an der Mitte ihrer Berührungsstellen ein Rhabdom ausgeschieden. Besondere Strukturverhältnisse bieten diese Gebilde nicht, nur daß ihre Kontur gegen das Zellinnere etwas verschwommen zu sein scheint.« Auch er behauptet, daß die Rhabdome im Hydrachnidenauge (S. 470) »gegen das Zellinnere in Spitzen auslaufen, an die die Neurofibrillen bürstenförmig herantreten«.

Bevor ich zur Besprechung meiner Befunde über diese äußerst komplizierten Verhältnisse herantrete, möchte ich noch darauf aufmerksam machen, daß es zur Beurteilung solcher Strukturen nötig ist, daß neben gut geführten Längsschnitten möglichst genaue Querschnitte vorliegen. Selbstverständlich ist, daß die Schnitte allerhöchstens 3 μ dick sein dürfen. Es ist mir gelungen — allerdings immer nur vereinzelte — weit dünnere Schnitte zu erhalten (bis zu 1 μ). Ich habe sie meistens in Wasser untersucht, weil, wie bekannt, feinere Strukturen im Kanadabalsam wegen dessen hohem Lichtbrechungsvermögen sehr verblassen. Als Färbung bewährten sich die Eisenhämatoxylinmethoden vorzüglich. Das Ergebnis meiner Untersuchungen der recipierenden Elemente ist kurz folgendes:

In keinem Falle fand ich die von HESSE (01) beschriebenen und auf seinen mehr oder weniger schematisierten Abbildungen wiedergegebenen freien Nervenendigungen, die »Stiftchensäume«. Ich muß mich daher der alten Anschauung BERTKAUS (85) anschließen, daß die recipierenden Elemente nur aus »umgewandeltem Plasma der Retinazellen bestehen«.

Die Umwandlung besteht darin, daß am Rande der Retinazellen senkrecht zur Zellwand Reihen von stärker brechenden Alveolen entstanden sind (Fig. 9, 10, 11, 15 *alv*).

Von Wichtigkeit ist das Verhältnis der Retinazellen zum Zwischengewebe in der distalen Region der Retina, d. h. ob die Retinazellen im »Stäbchenteile« zusammenstoßen oder durch Zwischengewebe isoliert

sind. Wir sahen schon oben, daß bei den Netzspinnen die Retinazellen sich in der »Stäbchenregion« allseitig berühren.

Fig. 9 zeigt die recipierenden Elemente (*rec.el*) im Längsschnitt; sie sind besondere, an der Peripherie der Zelle auftretende Differenzierungen des Plasmas, während das undifferenzierte Plasma (Fig. 9 *rzpl*) axial bis zum Glaskörper reicht und durch schwächere Färbung leicht kenntlich ist; es bildet wohl die von GRENACHER (79) beschriebene »schwache Grenzlinie« zwischen je zwei Stäbchen.

An der Zellwand bemerkt man nun die HESSEschen (01) »Stiftchensäume« (Fig. 9 und 10 *alv*). Die Grenze zweier sich berührender Stäbchenteile der Retinazellen wird gebildet von einem sehr dunkel gefärbten »Cuticularsaum« (Fig. 9 und 10 *cs*), den HESSE auffallenderweise nirgends abgebildet hat. Er läßt vielmehr seine »Stiftchen«, die also hier den auf die Zellgrenzen senkrecht gerichteten Wandungen der Waben entsprechen, mit denen der benachbarten Zelle verschmelzen. Auf allen meinen Präparaten fällt der erwähnte Cuticularsaum (Fig. 9 und 10 *cs*) infolge seiner dunklen Färbung und starken Lichtbrechung sofort auf.

Die Alveolarsäume (Fig. 9 und 10 *alv*) bestehen aus senkrecht zu den Cuticularsäumen (*cs*) gestellten fast gleichgroßen Alveolen, die in drei bis vier Reihen stehen.

Die recipierenden Elemente bestehen also aus zwei Teilen, den Alveolarsäumen (*alv*) und den von ihnen abgeschiedenen Cuticularsäumen (*cs*). Auf den Fig. 9 und 10 sind die Verhältnisse keineswegs schematisiert, wie ich nochmals betonen möchte, ich habe mir vielmehr viel Mühe gegeben, alles möglichst naturgetreu abzubilden. Durch die regelmäßigen, gleichgroßen, in Reihen geordneten Alveolen (*alv*) erreicht die Struktur der recipierenden Elemente eine fast schematische Regelmäßigkeit, die dadurch noch auffallender wird, daß das undifferenzierte axiale Zellplasma (Fig. 9 und 10 *rz.pl*) sehr unregelmäßige, langgestreckte Alveolen zeigt. Die Knotenpunkte der Maschen des Zellplasmas sind sehr ungleich, wegen häufiger Einlagerung körniger Elemente (Fig. 10 *rzpl*), während die Knotenpunkte der Alveolen in den recipierenden Elementen ziemlich gleich sind.

Da die Alveolen der letzteren weit kleiner sind als die des Zellplasmas, so erscheinen die recipierenden Elemente im gesamt viel dunkler und stärker lichtbrechend, da in der gleichen Dicke im recipierenden Element (Fig. 9 und 10 *rec.el*) mehr Alveolen übereinander liegen als im lockeren Zellplasma (*rzpl*). Dazu trägt bei ersteren auch noch die anscheinend dichtere Substanz der dicken Wabenwände bei.

Digitized by Google

Der Durchmesser der Waben in den recipierenden Elementen beträgt schätzungsweise 0,25—0,3 μ; sie sind also nur mit den stärksten Systemen zu erkennen.

Die recipierenden Elemente sind etwa 1—1,5 μ breit und 10 μ lang (Fig. 9 *rec.el*). Sie sind stark lichtbrechend, am stärksten der Cuticularsaum (*cs*). Letzterer ist daher jedenfalls am dichtesten und festesten, muß also eine Art Stützorgan zwischen den einzelnen Zellen bilden, das vielleicht in gewissen Fällen vermöge seiner hohen Lichtbrechung durch totale Reflexion verhindert, daß ein einmal in die Zelle eingedrungener Lichtstrahl seitlich wieder heraustreten kann.

Ein genauer Querschnitt durch die recipierenden Elemente derselben Netzspinne bestätigt das Beschriebene (Fig. 10). Er zeigt jedoch das wichtige Verhalten, daß in den Zusammenstoßungslücken zwischen den Zellen das pigmentierte Zwischengewebe bis zum Glaskörper vordringt (Fig. 10 *pig.zw*), während bei den meisten übrigen Netzspinnen die recipierenden Teile der Zellen allseitig völlig miteinander verwachsen sind (Fig. 11).

Sehr auffallend ist ferner noch die scharfe Grenze zwischen den Alveolarsäumen und dem Retinazellplasma (Fig. 10 bei *). Diese Grenze wird dadurch verschärft, daß die Knotenpunkte, in denen die Waben der Alveolarsäume mit denen des Zellplasmas zusammenstoßen, sehr stark hervortreten.

Bevor ich weiter gehe, möchte ich darauf hinweisen, daß bei andern Arthropoden bereits ähnliche Strukturen der recipierenden Elemente beschrieben wurden. So hat PURCELL nachgewiesen, daß sie bei Phalangiden wabige Struktur besitzen. Er fand (94, S. 24—25), daß die Waben ebenfalls in Reihen lagen, durch deutlich hervortretende »Quer- und Längslamellen« getrennt, und zwar sowohl in Quer- und Längsreihen, daß also das »Stäbchen« eine Quer- und Längsstreifung zeigt (94, Taf. II, Fig. 14—16), wie sie vor ihm schon PATTEN (86) beschrieb.

Bei *Calopteryx* fand ferner REDIKORZEW (00, S. 598), daß dem cuticularen »Stäbchen« entweder »eine ganz dünne Schicht besonders großer Waben anliegt, welche wir als eine Alveolarschicht bezeichnen können, oder man beobachtet beiderseits des Stäbchens eine breite, mehr als die Hälfte der Zellenbreite einnehmende Zone mit deutlicher querer Anordnung der Waben« (vgl. REDIKORZEW, 00, Taf. XXXIX, Fig. 4, 11 und 12). Später hat NOWIKOFF (05, S. 450) ähnliche Alveolarsäume, die an die »Stäbchen« grenzen, in den

Digitized by Google

Komplexaugen von *Branchipus* nachgewiesen; dieselben waren jedoch nur einwabig.

Die von mir oben beschriebenen mehrwabigen Säume fand ich außer bei *Tegenaria* bei *Amaurobius, Theridium, Argyroneta* und *Drassus.*

Etwas anders sind die recipierenden Elemente bei *Epeira, Zilla, Meta* und *Prosthesima* (Fig. 11) gebaut. Zunächst fällt hier sofort auf, daß zwischen die recipierende Region der Zellen überhaupt kein Zwischengewebe mehr eindringt. Die Zellen stoßen allseitig völlig zusammen und bilden an allen Berührungsflächen recipierende Säume aus. Da sich die Zellen naturgemäß gegeneinander abplatten müssen, so bilden sich die recipierenden Elemente in Gestalt von meist fünf- bis sechsseitigen, untereinander netzförmig zusammenhängenden Hohlprismen aus. Der Hohlraum ist vom undifferenzierten Plasma der Zelle ausgefüllt. Die Querschnitte zeigen dann mäandrische Bildungen, wie sie in Fig. 11 wiedergegeben sind. An den Berührungsflächen der Zellen haben die hier meist einwabigen Alveolarsäume (Fig. 11 *alv*) wiederum dichtere stärker färbbare Cuticularsäume (*cs*) ausgebildet. Die Alveolenwände der Cuticularsäume (*cs*) sind außerdem dicker als die der Alveolensäume (*alv*). Zuweilen kamen mir auch Cuticularsäume aus zwei parallel verlaufenden Wabenreihen zu Gesicht. Es wäre dies ja auch an sich das Nächstliegende, daß die Alveolarsäume j e d e r Z e l l e e i n e R e i h e v o n W a b e n dichter und fester werden ließen. Doch muß man in der Deutung solcher Bildungen sehr vorsichtig sein, da etwas schiefe Schnittrichtung leicht eine anscheinende Verdoppelung vortäuschen kann, oder die Säume in ihrem Verlaufe zuweilen gekrümmt sind. Auf genau quer getroffenen Schnitten fand ich immer, daß die Cuticularsäume (Fig. 11 *cs*) nur aus einer Wabenreihe bestanden. Auch die anliegenden Alveolarsäume sind hier überall nur einwabig. (Fig. 11 *alv*). Vollständig unvereinbar ist nun meine Abbildung dieser Bildung mit der wohl ziemlich schematisierten Fig. 105 Hesses (01). Leider hat Hesse in jener Figur nicht mehrere benachbarte Zellen gezeichnet, so daß es mir nicht möglich ist, seine Ergebnisse mit den meinen zu vergleichen.

Auch hier finden wir wieder die scharf hervortretende Grenze zwischen den recipierenden Säumen und dem Zellplasma (*rzpl*), die früher als stark lichtbrechende Wand der »Stäbchen« beschrieben wurde (Fig. 11 bei *).

Wir gehen nun zur Besprechung der recipierenden Elemente der freilebenden Spinnen über, bei denen, wie oben erwähnt, das Zwischen-

Digitized by Google

gewebe bis zum Glaskörper vordringt und die Zellen vollständig voneinander isoliert (Fig. 12 und 14).

Querschnitte zeigen, daß die Retinazellen hier in der »Stäbchenregion« fast rund sind (Fig. 12). Unterhalb dieser Region nehmen sie einen mehr polygonalen Umriß an. Auch hier hat das Zellplasma nach außen mehrwabige, stark lichtbrechende Alveolar- und Cuticularsäume gebildet (Fig. 12 und 13 *alv.cs*), jedoch haben die letzteren ihre Lage nicht mehr auf der Oberfläche der Zelle, sondern sind ins Innere der Zelle verlegt (Stützorgane?). Die recipierenden Elemente erscheinen auf Querschnitten in ihrer Gesamtheit als zwei halbmondförmig sich gegenüberstehende Gebilde (Fig. 12 *rec.el*).

Grenacher (79, S. 44) beschrieb diese beiden Gebilde einer Zelle als ein einziges »Stäbchen«, das im Längsschnitt »prismatisch, an beiden Ecken abgerundet und durch eine zarte Längslinie halbiert sei«. Diese Linie muß wohl als das zwischen den beiden recipierenden Elementen hindurchziehende indifferente Zellplasma gedeutet werden (Fig. 12 und 13 *rzpl*).

Hentschel (99, S. 517) behauptete dann später, daß wir es mit »einem zweiteiligen« und »nicht zwei einzelnen Stäbchen« zu tun hätten.

Erst Hesse (01) erkannte, bei *Steatoda*, daß zwei einzelne recipierende Elemente im Innern einer Zelle vorliegen (S. 445). Er bemerkt hierüber: »Es scheint mir . . ., daß die ,Umbildung des Plasmas' auf zwei entgegengesetzte Seiten der Zelle beschränkt ist . . . also zwei Stiftchensäume an entgegengesetzten Seiten der Zelle, dazwischen Zellplasma«.

Wir finden also bei freilebenden Spinnen im invertierten Auge in einer Zelle zwei scharf voneinander getrennte recipierende Elemente (Fig. 12, 13). Der Querschnitt (Fig. 12) zeigt, daß diese halbmondförmigen einander gegenüberstehenden Elemente in den einzelnen Retinazellen verschieden gerichtet sind, zum Unterschied von dem später zu besprechenden convertierten Auge. Nur mit den stärksten Systemen ist die Struktur dieser Elemente zu erkennen (Fig. 13).

Ein einzelnes Element besteht aus einem der Zellwand parallel laufenden Saume von drei Reihen regelmäßig gestalteter Waben (Fig. 13 *alv.cs*), die stärker lichtbrechend sind als das indifferente Zellplasma (Fig. 13 *rzpl*). Fig. 13 ist ein klein wenig schematisiert, während in Fig. 15 ein Längsschnitt bei stärkster Vergrößerung möglichst naturgetreu wiedergegeben ist.

Digitized by Google

Auch hier ist aus den dichteren Alveolarsäumen ein (wohl als Stützorgan fungierendes?) inneres festes cuticuläres Gebilde hervorgegangen, wohl durch einfaches Festerwerden der mittleren Reihe von Waben der Säume. Ich behalte die Bezeichnung Cuticularsaum für diese Wabenreihe, trotz der Lage im Innern bei, weil vieles für ihre gleiche funktionelle Bedeutung mit dem äußeren Cuticularsaum spricht. Die beiden Elemente werden durch indifferentes Zellplasma völlig voneinander getrennt (Fig. 13 *rzpl*). Letzteres besitzt den schon oben mehrfach erwähnten längsmaschigen lockeren Alveolarbau (Fig. 15 *rzpl*).

Bei dieser Gruppe von Spinnen bot sich Gelegenheit, das Protoplasma der Retinazellen dicht unter den recipierenden Elementen genauer zu studieren. Auf Querschnitten sind die Zellen in dieser Region nicht mehr kreisrund, sondern unregelmäßig polygonal. Das Plasma wird von einem einwabigen, stark lichtbrechenden Alveolarsaum begrenzt. Längsschnitte (Fig. 15) zeigen, daß dieser Saum auffallenderweise mit dem in der Stäbchenregion innen liegenden Cuticularsaum (*cs*) in Verbindung steht, während die äußere dünne Alveolenlage, die die Cuticularsäume außen bedeckt, erst in der Stäbchenregion auftritt.

Ich möchte noch einige Beobachtungen, die mir beim Studium der Entwicklung der recipierenden Elemente auffielen, mitteilen, weil sie für deren Auffassung wichtig erscheinen. Auf einem Längsschnitt durch das Auge eines etwa 4 Wochen alten Embryos von *Epeira* waren stark lichtbrechende Alveolarsäume schon vollständig ausgebildet; jedoch war noch nichts von dem Cuticularsaum zu sehen (vgl. Fig. 11 *cs*). Es scheint dies ein Beweis meiner oben angeführten Vermutung, daß die Cuticularsäume erst durch späteres »Erhärten« einer Wabenreihe der Alveolarsäume entstanden seien (Bütschli, 92, S. 156; vgl. auch am Schluß, *Epeira* convert. Augen).

Die Cuticularsäume sind auch tatsächlich dichter, fester und widerstandsfähiger gegen macerierende Reagenzien. So habe ich öfter auf stark macerierten, etwas zerklopften Schnitten gesehen, daß die Struktur der Retinazelle völlig verloren gegangen war, während die Cuticularsäume gar nicht gelitten hatten. Ich halte daher die Bezeichnung Cuticularsäume für zutreffend, ohne daß ich damit sagen möchte, daß ihre Substanz etwa der der Cuticula völlig gleich käme.

7. Das Zwischengewebe und die postretinale Membran.

Das Zwischen- oder Stützgewebe ist bei Spinnen bis jetzt völlig übersehen worden. Es trennt die einzelnen Retinazellen voneinander und erfüllt den hinteren Teil des Augenbulbus. Da ich nie eine

Digitized by Google

deutliche Zellgrenze zwischen den einzelnen Stützzellen finden konnte, muß ich annehmen, daß sie miteinander innigst anastomosieren. Ich nenne also diesen ganzen Zellkomplex »Zwischengewebe«. (Fig. 5, 6, 9, 10, 12, 14 *pig.zw*). Das Protoplasma dieses Gewebes ist in den invertierten Augen (im Gegensatz zu den convertierten Augen) immer vollständig mit Pigment erfüllt.

Wir haben oben schon gefunden, daß das Zwischengewebe bei Netzspinnen nur bis zum proximalen Ende der recipierenden Elemente reicht (Fig. 5, 6, 9), und daß es erst in den höher entwickelten Augen der freilebenden Spinnen bis zum Glaskörper vordringt (Fig. 12 und 14). Wir haben bei *Tegenaria* auch schon eine Übergangsform dieser beiden Typen kennen gelernt, wo das pigmentierte Zwischengewebe nur in den Lücken der sonst zusammenstoßenden Zellen bis zum Glaskörper reicht (Fig. 10 *zw*). Was die allgemeine Verteilung des Zwischengewebes betrifft, so finden wir, daß es in mäßig dicker Lage den Augenbulbus nach außen abschließt (Fig. 5, 6, 9) und so verhindert, daß das einmal in das Auge eingedrungene Licht weder nach hinten noch nach den Seiten herausdringen kann. Zwischen den proximalen Partien der Retinazellen findet sich infolge ihrer bauchigen Anschwellung nur sehr wenig Zwischengewebe; dagegen verbreitert es sich wieder dicht hinter den recipierenden Elementen in dem gleichen Maße, als die Retinazellen schmäler werden (Fig. 5, 9, 14). Dort liegt regelmäßig je ein Kern (*zwk*) zwischen zwei Retinazellen. Zu erwähnen wäre ferner noch die starke Pigmentanhäufung unter der Iris in der von der präretinalen und postretinalen Membran gebildeten Ecke (Fig. 6). Da die Retinazellen nicht ganz bis zum Außenrande reichen, findet sich hier eine starke Verbreitung des pigmentierten Zwischengewebes, das die Wirkung der Iris erhöht. Die Kerne des Zwischengewebes sind kleiner als die Retinazellenkerne und meist von unregelmäßiger, etwas länglicher Gestalt, was sie leicht von diesen unterscheiden läßt. Der ganze Augenbulbus wird nach innen von der postretinalen Membran abgeschlossen (Fig. 5, 6, 9 *pstm*). Man hat dieser Membran früher eine besondere Bedeutung zugeschrieben, indem man sie allein aus dem inneren Blatt der Einstülpungsblase hervorgehen ließ (vgl. Fig. 1) und ihr daher eine zellige Natur zuschrieb (nach Mark, 87).

Da jedoch die postretinale Membran (Fig. 5 und 16 *pstm*) sich auf den Nerven fortsetzt (*nm*) und seitlich mit der präretinalen Membran (Fig. 6), sowie der unter der Hypodermis hinziehenden Basalmembran in direkter Verbindung steht, so glaube ich bestimmt, daß es sich nur um eine Ausscheidung des Zwischengewebes, bzw. des Glaskörpers und

Digitized by Google

der Hypodermis handelt. Die genauere histologische Untersuchung lehrt ferner, daß die Kerne, die manchmal scheinbar in der postretinalen Membran liegen, ihr nur dicht anliegen und daher zum Zwischengewebe gehören.

Aus dem inneren Blatt der Einstülpungsblase entsteht also nicht allein diese Membran, sondern in der Hauptsache das hintere Zwischengewebe, das die Retinazellen nach außen begrenzt (Fig. 5 und 9), und dieses bildet die Membran. Wie diese Membran sich allseitig über den Nerven fortsetzt (Fig. 16 *nm*), so dringt auch das Zwischengewebe zwischen die Nervenfasern ein; davon zeugen die zwischen den Nervenfasern liegenden Kerne (Fig. 16 *zwk*).

8. Nervus opticus.

Bei Netzspinnen tritt der Nerv, wie bemerkt, immer von der dorsalen Seite ins Auge, so daß »das Auge am Nerv sitzt, wie etwa eine Eichelcupula an ihrem Stiele« (BERTKAU, 85, S. 598). Die weitere Ausbreitung des Nerven im Auge hat derselbe Autor geschildert, nur ist ihm, wie auch HENTSCHEL (99) die Verbindung der Nervenfasern mit den Retinazellen entgangen. Wir haben oben schon gesehen, daß die Nervenfasern zwischen dem Kern und den recipierenden Elementen in die Retinazellen eintreten (Fig. 5 und 9). Bei den höher entwickelten invertierten Augen der freilebenden Spinnen hat nach HENTSCHEL (99, S. 514) der Nerv infolge einer sog. »Reversion« das Auge von der dorsalen Seite »zum definitiven basalen Eintritt umgangen«. Auch hier hat sich die Verbindungsstelle der Nervenfaser mit den Retinazellen der Beobachtung der genannten Forscher entzogen. Ich habe schon oben darauf hingewiesen, daß die Nervenfasern hier einfach von hinten in die Retinazellen übergehen (Fig. 14). Freilich ist es dann schwer zu sagen, wo die Grenze zwischen Nerv und Retinazelle zu ziehen ist, dies muß erst die Struktur lehren. Der geschilderte Eintritt des Nerven ins Auge ist wiederum ein Beweis für die Richtigkeit meiner Behauptung, daß die Augen der Netzspinnen phylogenetisch jünger sind, als die der freilebenden Spinnen, da die Entwicklungsgeschichte beweist, daß auch die Augen der freilebenden Spinnen das Stadium durchgemacht haben, auf welchem die der Netzspinnen dauernd stehen bleiben.

Ich habe die Struktur der einzelnen Nervenfasern auf den dünnsten Längs- und Querschnitten bei Anwendung der für diese Elemente gebräuchlichsten Färbungen untersucht. Doch konnte ich nie, selbst mit der Nachvergoldungsmethode nach APÁTHY, die für die Arthropoden so oft beschriebenen Neurofibrillen finden, sondern konnte immer

Digitized by Google

erkennen, daß die Nervenfasern eine deutlich wabige Struktur besitzen, ähnlich wie sie Bütschli (92, S. 99) für *Astacus* und Nowikoff (05, S. 451) bei Phyllopoden beschrieb.

Auf möglichst dünnen, stark gefärbten Querschnitten ist der alveoläre Bau deutlich zu erkennen (Fig. 17, das Präparat war mit Dahlia nach Schuberg gefärbt). Die einzelnen Nervenfasern haben im Querschnitt eine unregelmäßige polygonale Gestalt. Ihr Durchmesser schwankt daher zwischen 1—3,6 μ. Sie sind durch pigmentfreies Zwischengewebe voneinander isoliert (Fig. 17 *zw*), in welchem langgestreckte Kerne vorkommen (Fig. 16 und 17 *zwk*). Inwiefern dieses Zwischengewebe samt seinen Kernen ein Bestandteil der Nervenfaser selbst ist, oder ein wirkliches Zwischengewebe, kann nur die Ontogenie entscheiden. Längsschnitte (Fig. 18) zeigen ebenfalls klar die alveoläre Struktur. Die Alveolen sind in Reihen geordnet, die der Wand der Faser parallel verlaufen. Dadurch kommt es, daß die Längswände der Waben immer kontinuierlich ineinander übergehen und daher viel stärker hervortreten als die Querwände. Oft fiel es mir auf, daß die äußere Wabenreihe, der »Alveolarsaum« Bütschlis, hier heller gefärbt war (Fig. 18 und 19 *alv*), während die innere Schicht sich durch dunklere Färbung und stärker gefärbte Knotenpunkte hervorhob.

Besonders interessant ist das Verhalten der Nervenfaser beim Eintritt in die Retinazelle. Bei den Netzspinnen ist schon durch die Lage der Eintrittsstelle eine genaue Grenze zwischen Nervenfaser und Retinazelle gegeben (Fig. 9 *nf*). Dagegen läßt sich bei freilebenden Spinnen nur mit Hilfe der Struktur eine ungefähre Grenze an der Übergangsstelle bestimmen (Fig. 19 bei *). In beiden Fällen geht das Plasma der Nervenfaser in das der Retinazelle einfach über. Das charakteristische, in Längsreihen von Waben geordnete Plasma der Faser löst sich in das lockere, großmaschigere Netzwerk des Zellplasmas mit den zahlreichen grob hervortretenden Knotenpunkten auf (Fig. 19 bei *). Irgendwelche Fibrillen, die vom Nerven aus in die Zelle treten, waren auch hier nicht zu sehen.

2 A. rec. el. nf. Kt. n.
2 B rec. el. Kt. n. nf.

Textfig. 2.

A, Schematische Darstellung der Retinazelle eines invertierten Auges einer Netzspinne. *nf*, Nervenfaser; *n*, Kern; *Kt*, Kernteil der Zelle; *rec.el*, recipierende Elemente. Die Richtung der Pfeile gibt die Verschiebung der einzelnen Elemente beim Übergang in eine Retinazelle eines invertierten Auges einer freilebenden Spinne (*B*) an.

An dieser Stelle möchte ich eine kurze Betrachtung einfügen, wie eigentlich das invertierte Auge der freilebenden Spinnen aus dem phylogenetisch älteren der Netzspinnen hervorgegangen ist, d. h., wie die sog. »Reversion« (HENTSCHEL) sich vollzog. Textfig. 2 *A* zeigt das Schema einer Retinazelle, wie sie uns bei allen Netzspinnen entgegentritt. Textfig. 2 *B* stellt eine Retinazelle aus dem invertierten Auge einer freilebenden Spinne dar. Es könnte leicht den Anschein erwecken, als sei diese letztgenannte Retinazelle einem einfachen, nicht durch Inversion entstandenen Auge entnommen, da die Nervenfaser (Textfig. 2 *B nf*) von hinten in die Retinazelle übergeht, und diese ihre recipierenden Elemente (*rec.el*) an dem dem Lichte zugekehrten Ende ausbildet. Jedoch fand ich, daß diese in Textfig. 2 *B* dargestellten Retinazellen der freilebenden Spinnen in ihrer Entwicklung ein Stadium durchlaufen, auf welchem die Nervenfaser von vorn seitlich zutritt, so daß sie also erst sekundär durch die »Reversion« ihre definitive Gestalt annehmen.

Diese Umbildung vollzog sich wesentlich in der Weise, daß der bauchige Kernteil der Retinazellen der Netzspinnen (Textfig. 2 *A Kt.*) allmählich verkümmerte, während der Stäbchenteil sich vergrößerte und der Kern (*n*) sich in der Pfeilrichtung nach den recipierenden Elementen (*rec.el*) zu verschob. Die Verkümmerung des ersteren Teiles hatte zur Folge, daß der Nerveneintritt von der Seite nach dem proximalen Pole der Retinazellen verschoben wurde, so daß der Nerv nun in der Achse ins Auge tritt und in die einzelnen Retinazellen von hinten übergeht (Textfig. 2 *B*).

9. Die Muskeln und das den Augenbulbus umgebende Gewebe.

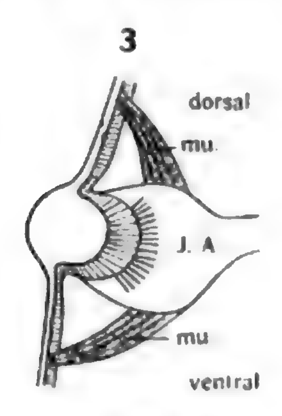
Sehr charakteristisch für alle invertierten Augen ist der Besitz von Muskeln, die an dem Bulbus inserieren und nach meinen Befunden teils als Accommodationsmuskeln, teils als Bewegungsmuskeln zu deuten sind.

Schon GRENACHER (79, S. 45) fand sie »nur an einer der beiden Augenarten«. Er hält sie für Bewegungsmuskeln, »um ein andres Bild auf die Linse zu projizieren«.

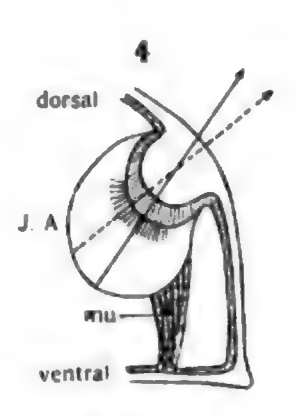
BERTKAU (85, S. 605) hat sie bei *Micrommata* näher studiert und schreibt diesen Augen vier Muskeln zu. Über die Wirkung dieser Muskeln äußert er sich nicht. Ich habe die Muskeln besonders bei *Lycosa*, *Argyroneta*, *Tegenaria* und *Amaurobius* untersucht. Textfig. 3 zeigt etwa die Lage der Muskeln bei *Lycosa*. Die Muskeln inserieren hier genau in der dorsoventralen Medianebene des Auges, so daß wir

Digitized by Google

auf demselben Schnitt die Muskeln und den Nerveneintritt finden. Sie sind einerseits mit der postretinalen Membran des Auges verwachsen, anderseits inserieren sie zwischen den Hypodermiszellen des Stirnrandes. Schwieriger ist zu unterscheiden, welcher Funktion diese Muskeln dienen. Auf meinen zahlreichen Präparaten von *Lycosa* konnte ich nie bemerken, daß die Augenachse verschoben war, was durch Kontraktion nur eines dieser Muskeln hervorgerufen worden wäre. Vielmehr fand ich bei der Vergleichung mehrerer Präparate, daß sich meist entweder beide Muskeln im Ruhe-, oder beide im Kontraktionszustande befanden. Im letzteren Falle war dann der Nerv oft gerissen und der Glaskörper erniedrigt, so daß die Wände der Glaskörperzellen stark gefaltet waren. Anders waren die Verhältnisse bei *Argyroneta*, *Tegenaria* und *Amaurobius*. Bei allen diesen Netzspinnen ist nur ein Muskel vorhanden. Und zwar bei *Argyroneta* nur ein ventraler, bei den andern nur ein dorsaler. Hier kann man sofort auf die Funktion dieses



Textfig. 3.
Schematische Darstellung der Muskeln an dem invertierten Auge von *Lycosa*. *J.A*, invertiertes Auge; *mu*, Muskeln.



Textfig. 4.
Schematische Darstellung des einen Muskels am invertierten Auge von *Argyroneta*. *J.A*, invertiertes Auge; *mu*, Muskeln. Der gestrichelte Pfeil gibt die Richtung der Achse des Auges in der Ruhelage an.

Muskels schließen, und zwar kann es sich nur um einen Bewegungsmuskel handeln. Der eine dorsale Muskel bei *Tegenaria* und *Amaurobius* entspricht in seiner Lage genau dem dorsalen Muskel der *Lycosa* (vgl. Textfig. 3), dagegen fand ich bei *Argyroneta* andre Verhältnisse (Textfig. 4). Der eine ventrale Muskel dieser Gattung heftet sich nicht wie sonst an der Stirnwand, sondern merkwürdigerweise an der ventralen Wand des Cephalothorax an. Am Auge inseriert er außerhalb der Medianebene, so daß wir auf demselben Schnitte hier den Nerveneintritt nicht treffen. Auf einem dieser Präparate konnte ich deutlich die Wirkung dieses einen zur Bewegung dienenden Muskels beobachten (Textfig. 4). Die Augenachse war aus ihrer gewöhnlichen

Digitized by Google

Richtung um etwa 15° gedreht, so daß sie nunmehr nach der dorsalen Seite gewendet war. Diese eigentümliche Bewegungsvorrichtung findet wohl ihren Grund in der Lebensweise der *Argyroneta*, die im Wasser, sowohl in ihrem Kokon als auch beim Schwimmen, immer die Dorsalseite dem Boden zugewendet hat.

Wir finden also teils Bewegungs- und teils Accommodationsmuskeln an den invertierten Augen.

Zum Schluß möchte ich noch des eigentümlichen Gewebes gedenken, das alle Augen rings umgibt, und über das ich mir leider keine völlige Klarheit verschaffen konnte. Alle Augen sind, wie bekannt, von Bluträumen umgeben (Fig. 5 und 6). Innerhalb dieser findet man eine Menge anscheinend frei eingelagerter Zellen unbekannter Funktion. Es finden sich kleinere, dunkler gefärbte Zellen mit keiner besonderen Struktur, die ich wohl als Blutzellen deuten muß (Fig. 5 und 6 *blz*). Die größeren Zellen (Fettzellen? Fig. 5 und 6 *ftz*) enthalten ein strukturloses Gerinnsel. Ich konnte in allen Bluträumen des Cephalothorax diese letzteren Zellen neben den kleineren Blutzellen auffinden. In der Literatur vermochte ich keine sicheren Angaben über diese Zellen zu finden.

C. Der feinere Bau der convertierten Augen.

a. Bauprinzip.

Wie bekannt, besitzen alle convertierten Augen, im Gegensatz zu den invertierten, ein Tapetum, d. h. eine unterhalb der recipierenden Elemente gelegene lichtreflektierende Zellschicht. Die Ausbildung eines solchen Tapetums bewirkte, wie ich später zu zeigen versuchen werde, die Verlagerung der lichtrecipierenden Elemente unter oder proximalwärts von den Kernen der Retinazellen. Während also im invertierten Auge die Elemente der Retina im allgemeinen von innen nach außen sich folgen: als Nervenfasern — Retinazelle — Kern — recipierendes Element, so folgen sie hier in nachstehender Reihe aufeinander: Nervenfaser — Retinazelle — recipierendes Element — Kern (vgl. die Schemata Fig. 24 und 26 *A*).

In den convertierten Augen tritt der Nerv immer von hinten in der Augenachse ein. Die einzelnen Nervenfasern durchbrechen hierauf in einer oder mehreren Spalten das Tapetum und verbinden sich mit den Retinazellen. Diese bilden direkt vor dem Tapetum ihre recipierenden Elemente aus, während ihre Kerne weiter vorn, direkt unter dem Glaskörper liegen (vgl. Fig. 24 und 26 *A*). Die Retina aller convertierten

Augen entsteht, wie ich schon früher mitteilte, aus einer einfachen Einsenkung der Hypodermis ohne Inversion (Fig. 3). Die um diese eingesenkte Partie liegenden Ectodermzellen verlängern sich, wie ich bei *Lycosa*, *Tegenaria* und *Epeira* fand, und wachsen von der einen Seite über die eingesenkte Partie zur Bildung des Glaskörpers aus (Fig. 4 *gl*), während die der entgegengesetzten Seite unter die eingesenkte, zur Retina werdende Zellgruppe auswachsen und das Tapetum samt Zwischengewebe bilden (Fig. 4 *tap.pig.zw*). Ich werde bei der eingehenden Besprechung der einzelnen Elemente nur kurz, soweit es zum Verständnis der oft eigentümlichen Ausbildung nötig sein wird, einfügen, wie dieselben abzuleiten sind, ohne daß es meine Absicht wäre, schon hier auf die Entwicklungsgeschichte näher einzugehen.

Wie schon bei der Besprechung der invertierten Augen notwendig war, zwischen den Augen der Netzspinnen und denen der freilebenden zu unterscheiden, so ergibt sich hier dasselbe.

Wir müssen demnach mit Bertkau unterscheiden zwischen:

1) convertierten Augen mit trichterförmigem Tapetum bei Netzspinnen,
2) convertierten Augen mit rostförmigem Tapetum bei freilebenden Spinnen.

Die hinteren Mittelaugen von *Epeira* vereinigen die Eigenschaften dieser beiden Typen in sich, ich werde sie daher als dritte Gruppe anschließen.

b. Convertierte Augen mit trichterförmigem Tapetum (Netzspinnen).

(Fig. 20—24.)

Diese Augenart hat nur Bertkau (85) näher untersucht, doch scheinen ihm, wie aus seinen Abbildungen hervorgeht; keine genau medianen Längsschnitte, sondern schiefe vorgelegen zu haben, weshalb er die näheren Verhältnisse der Innervierung der Retina zum Teil nicht erklären konnte, zum Teil falsch darstellte. Besonders genau beschrieb er das Tapetum (S. 600), dem er die »Gestalt zweier gegeneinander geneigter, an den Enden miteinander verbundener Flügel« zuschreibt, »die zusammen einen länglichen trichterförmigen Raum umschließen. Der Grund des Trichters ist entweder ein schmaler Spalt, oder er ist gegittert, indem schmale Tapetumbrücken von dem einen Flügel zu dem andern reichen«. Von der Retina berichtet er nur, daß sie (S. 603) »sich von den beiden Flügeln des Tapetums her bis in den Grund des Trichters senke, hier sowohl, als auch an den Seitenwänden umbiegend, so daß

die Gestalt der Stäbchen V-förmig ist. Ihre Zahl ist bei allen diesen Augen eine geringe, auch darin weichen sie von den übrigen ab, daß ihre Größe in demselben Auge beträchtlichen Schwankungen unterworfen ist, und daß sie nicht in Pigment eingehüllt sind, das in dem ganzen Tapetumtrichter fehlt«.

Ich habe mich besonders bemüht, genaue Längs- und Querschnitte zu erhalten und habe bald einsehen müssen, daß die Vergleichung zweier senkrecht aufeinander stehender Längsschnitte zum Verständnis durchaus notwendig ist (Fig. 20 und 21).

1. Linse und Glaskörper.

Der dioptrische Apparat des Auges besteht auch hier aus Linse und Glaskörper. Die Linse wurde bei den invertierten Augen so eingehend geschildert, daß nichts mehr zuzufügen ist. Bei Betrachtung des Glaskörpers (Fig. 21 *gl*) fällt sofort seine unsymmetrische Ausbildung auf. Die Glaskörperzellen entspringen nur von der einen Seite des Auges und sind von da unter der Linse nach der andern Seite ausgewachsen. Der in Fig. 20 dargestellte Längsschnitt ist in senkrechter Richtung zu der Ebene von Fig. 21 geführt; die langgestreckten Glaskörperzellen sind daher auf diesem Schnitt sämtlich quer getroffen worden (Fig. 20 *gl*).

Bertkau (85) untersuchte die Ausbildung dieser Glaskörperzellen bei *Atypus*, *Dysdera* und *Epeira* (S. 597) »die Zellen sind in diesem Falle immer sehr lang und schmal, fast faserig, von einem exzentrisch gelegenen Punkte der Linse aus vorwiegend nach der einen Seite der Linse hin entwickelt und verlaufen fast alle mehr oder weniger der Retina parallel«. Als Ursache dieser merkwürdigen Ausbildung gibt er (S. 598) an, daß »es den Anschein habe, als ob die Zellen durch eine von vorn (distal) nach hinten (proximal) wirkende Kraft zurückgedrängt seien, und gerade, wie es an den Seitenaugen von *Micrommata* schien, als ob dieselben von innen nach außen zur Seite gedrängt seien«. Da er die Entwicklungsgeschichte dieser Augen nicht kannte, war es ihm unmöglich, den wahren Grund dieser asymmetrischen Ausbildung zu erkennen. Wie ich schon früher (07) gezeigt habe, ist der Glaskörper hier »durch einseitiges Herüberwachsen des Ectoderms über die zur Retina werdende eingesenkte Ectodermpartie entstanden« (vgl. auch Taf. XV, Fig. 3 und 4 *gl*). Die asymmetrische Ausbildung des Glaskörpers ist demnach hier keine sekundäre Erscheinung, wie sie Bertkau darzustellen versuchte, es handelt sich vielmehr um ein phylogenetisch jüngeres Stadium des Glaskörpers, als bei den später zu besprechenden convertierten Augen mit rostförmigem Tapetum, bei denen der Glaskörper

sekundär symmetrisch und radiär zur Linse geworden ist. Auch in letzteren Augen durchläuft der Glaskörper bei seiner Entwicklung das hier beschriebene Stadium. Aus dieser Entwicklung des Glaskörpers folgt ferner, daß er nur auf der einen Seite in die Hypodermis umbiegen kann (Fig. 21 links), und zwar besteht dieser Zusammenhang natürlich auf jener Seite, von welcher aus er durch starke Verlängerung seiner Zellen über die Retina herübergewachsen ist (vgl. Taf. XV, Fig. 4 *gl*). Auf der entgegengesetzten Seite (Fig. 21 rechts) stößt er mit den Hypodermiszellen zusammen, die die Iris (*ir*) bilden, und die gegen die Grenze von Cuticula und Linse in die Länge gestreckt sind. Ein Übergang findet sich hier nicht. Der Grad dieses unsymmetrischen Baues des Glaskörpers ist bei den einzelnen Gattungen der Netzspinnen sehr verschieden. Am flachsten fand ich den Glaskörper bei *Theridium* und *Argyroneta*; hier verlaufen alle faserigen Zellen vollständig parallel der Linse, und ihre Kerne liegen nur auf der zwischen Cuticula und Linse ausgebildeten Rinne.

Bei der eben behandelten *Tegenaria* (Fig. 21) und noch mehr bei der später zu besprechenden *Epeira* (vgl. Taf. XVII, Fig. 34 *gl*) finden wir dagegen einen allmählichen Übergang zum radiärsymmetrischen Bau des Glaskörpers. Das Plasma der Glaskörperzellen erstreckt sich hier ebenfalls nur in dünner Lage an den Zellwänden bis zur Linse, während das Zellinnere von Secret erfüllt ist (Fig. 21 *gls*). Die Lage der Glaskörperkerne hängt natürlich von dem Bau des ganzen Glaskörpers ab. In den phylogenetisch älteren Augen, wo die Glaskörperzellen noch flacher sind als hier, finden sich die Kerne nur einseitig am Rande der Linse. Von dort aus ziehen die faserförmigen Zellen parallel der Linse nach der andern Augenseite. Bei *Tegenaria*, wo die Zellen sozusagen schon nach der andern Seite zu wandern beginnen, erstrecken sich ihre Kerne schon etwas nach der Mitte des Auges (Fig. 21 und 34).

Die allseits an den Rand des Glaskörpers stoßenden Hypodermiszellen sind mit Pigment erfüllt und bilden die Iris (Fig. 20 und 21 *ir*). An der einseitigen Übergangsstelle zwischen Hypodermis und Glaskörper konnte ich keine scharfe Grenze zwischen beiden bemerken. Nur aus der Verteilung des Pigments kann man schließen, daß etwa an der mit * (Fig. 21) bezeichneten Stelle der Glaskörper aufhört und die Iris beginnt. Auf der entgegengesetzten Seite besteht dagegen eine scharfe Grenze zwischen Iris und Glaskörper. Scheinbar ist dort die Hypodermis zweischichtig geworden. Jedoch erkennt man bei genauem Studium, daß die Zellen nur spindelförmig geworden sind und ihre Kerne in verschiedenen Höhen liegen.

Digitized by Google

2. Retina.

Die komplizierten Lageverhältnisse der einzelnen Elemente der Retina der convertierten Augen machen es notwendig, die Retina mit ihren einzelnen Bestandteilen gemeinsam zu schildern. Ich schicke deshalb nur weniges über die Form und Lage der einzelnen Elemente voraus. Verfolgen wir auf dem Schema Fig. 24 *A*, das die Form einer Retinazelle darstellt, den Verlauf der Nervenfaser (*nf*), so finden wir, daß sie nach dem Durchbruch der postretinalen Membran (*pstm*), d. h. nach dem Eintritt in den Bulbus, ohne deutlich erkennbare Grenze in den Basalteil der Retinazelle übergeht (*bs*).

BERTKAU (85) hat diesen Teil der Retinazelle noch zur Nervenfaser gerechnet. Im Hinblick auf das großmaschige, lockere Plasma an dieser Stelle, muß ich annehmen, daß wir hier schon die Retinazelle vor uns haben; ich nenne diesen Teil also Basalteil der Retinazelle. Dieser Basalteil (Fig. 24 *A bs*) hat etwa die vierfache Dicke der Nervenfaser angenommen. Weiter distal verjüngt sich die Retinazelle beträchtlich und erlangt wiederum den Charakter einer Nervenfaser (*bs.e*). An dieser Stelle tritt die Zelle durch den schmalen Spalt zwischen den beiden Flügeln des Tapetums. Nach dem Durchtritt verbreitert sie sich plattenförmig und bildet die recipierenden Elemente aus (Rhabdomplatten), die in Fig. 24 *A* in Flächenansicht erscheinen (*rec.el*). Im weiteren Verlaufe krümmt sich das Ende der Zelle »retortenartig« zurück; in diesem Teil liegt der Kern (Fig. 24 *A rzk*). Dies ist im allgemeinen die Form der Retinazellen. Fig. 24 *B* zeigt einen schematischen Längsschnitt durch die eben besprochene Retinazelle, der senkrecht zu dem vorigen verläuft und die Nervenfaser trifft. Wir sehen dabei wiederum, wie die Faser in den Basalteil der Retinazelle übergeht (Fig. 24 *B bs*), diese sich dann verjüngt zum Durchtritte durch den Tapetumspalt (*bs.e*) und nach Ausbildung der randständigen recipierenden Elemente (*rec.el*) wegen der Umbiegung senkrecht zur Schnittebene ihren Abschluß findet. Nach dieser kurzen, zum Verständnis der Retina nötigen Bemerkung über die Form der Retinazellen gehe ich nun zur Besprechung der gesamten Retina über.

Wie Fig. 22 zeigt, ist der genaue Querschnitt eines solchen Auges nicht kreisrund, sondern elliptisch. Einen Längsschnitt in der Richtung der kleinen Achse dieser Ellipse stellt Fig. 20 dar, einen in der Richtung der großen Fig. 21. Betrachten wir zunächst Fig. 20 genauer. Die beiden »Flügel des Tapetums« (*tap*), die die recipierenden Elemente umhüllen, sind hier quer getroffen. An der Basis sind sie durch die

Digitized by Google

hindurchtretenden Basalteile der Retinazelle (*bs*) voneinander getrennt (*tps*).

Nach BERTKAU (85, S. 600) soll »der Grund dieses Tapetumtrichters entweder ein Spalt oder gegittert sein, indem schmale Tapetumbrücken von dem einen Flügel zu dem andern« zwischen den hier stark verschmälerten Retinazellen hindurchtreten. Ich kann dies bestätigen und will hinzufügen, daß ich diese »Tapetumbrücken« immer gefunden habe. Der ganze recipierende Apparat der Retinazellen (*rec.el*) wird also proximal vom Tapetum eingehüllt. In den Tapetumflügeln liegen in unregelmäßiger Anordnung die zugehörigen Kerne. Innerhalb des Protoplasmas des Tapetums finden sich nach BERTKAUS Untersuchung (85) kleine, stark lichtbrechende Kriställchen, die durch alle Reagenzien äußerst leicht zerstört werden. BERTKAU hat diese Kriställchen so ausgiebig untersucht, daß ich nur noch hinzufügen möchte, daß sie zwischen gekreuzten Nicols keine Doppelbrechung zeigen. Dicht unterhalb der Tapetumflügel findet sich eine breite, stark pigmentierte Zwischengewebsschicht. Der Innenraum des Tapetumtrichters wird von den lichtempfindlichen Teilen der Retinazellen (*rec.el*) ausgefüllt, während die Kerne der letzteren, teils dicht vor den recipierenden Elementen, teils ganz seitlich in den Enden der retortenartig gekrümmten Sehzellen liegen (*rzk*).

Vollkommen falsch hat nun BERTKAU die Innervierung der Retinazellen dargestellt. Der Grund hierfür ist wohl, daß seine Schnitte meist schiefe waren, und er es versäumte, in der Richtung des in Fig. 20 dargestellten Schnittes zu schneiden. Er hat die Frage nach der Innervierung der Retinazellen und ihrem Verlauf überhaupt nicht näher erörtert, so daß sich nur aus seinen Abbildungen (85, Taf. XXXI, Fig. 6 und Taf. XXXII, Fig. 12 *b*) schließen läßt, daß er seine Schnitte falsch gedeutet haben muß. Jedenfalls scheint er der Meinung gewesen zu sein, daß die Nervenfasern sich mit dem Kernteil der Retinazellen verbinden, daß sie dagegen nicht durch den Tapetumspalt (*tps*) mit den recipierenden Elementen zusammenhängen. Auf meinen Schnitten sehe ich überall deutlich, daß die Nervenfasern (*n.o*) in die Basalteile der Retinazellen (*bs*) übergehen und diese, durch den Tapetumspalt hindurchtretend, dann zu dem distalen, den Kern führenden Enden der Retinazellen hinziehen. Eine andre Verbindung der Basalteile mit dem Kernteil der Zellen ist schon wegen der breiten, sich zwischenlagernden pigmentierten Zwischengewebsschicht völlig ausgeschlossen (Fig. 20 *pig.zw*).

Die benachbarten Retinazellen stoßen nur in dem Tapetumtrichter

Digitized by Google

zusammen, um die recipierenden Elemente (die sog. Rhabdomplatten) an ihren Berührungsflächen auszubilden. In ihrem übrigen Verlaufe sind sie, wie auch die Basalteile (*bs*) und die Nervenfasern durch pigmentiertes Zwischengewebe voneinander isoliert (Fig. 20, 21, 22 *pig.zw*).

Zum besseren Verständnis war es nötig, auch in der Richtung der großen Achse des elliptischen Augenquerschnittes (Fig. 22) Längsschnitte zu führen (Fig. 21). Ist ein solcher Schnitt genau median gelegt, so müssen wir überall die Übergänge der Basalteile der Retinazellen (*bs*) in den recipierenden Teil antreffen und können nur zwischen den benachbarten Basalteilen die »Tapetumbrücken« quer treffen. Selbstverständlich ist es schwer, einen genauen derartigen Schnitt zu erhalten; Fig. 21 zeigt einen solchen. Die meisten Basalteile (*bs*) setzen sich direkt in die distalen Zellenden fort; sie sind durch Zwischengewebe voneinander getrennt, worauf dessen zwischengelagerte Kerne (*zwk*) deuten. Mit ihren recipierenden Teilen treten die Retinazellen in direkte Berührung und bilden an ihren Berührungsflächen die recipierenden Elemente, die Rhabdomplatten, wie ich sie früher (07) nannte, aus (*rec.el*). Im weiteren Verlaufe sind die Retinazellen dann durch pigmentfreies Zwischengewebe isoliert.

Eigenartig ist die Lage der Kerne einzelner Retinazellen dicht vor den recipierenden Elementen (Fig. 21), wie wir auch schon in Fig. 20 bemerken konnten. Nur fünf bis sechs Kerne haben diese Lage, während alle andern Zellen seitlich umbiegen. Wie Fig. 22 zeigt, hängen die beiden Flügel des Tapetums beiderseits (*tap*) miteinander zusammen, so daß wir auf dem Längsschnitt in der Richtung der großen Achse (Fig. 21) die Stelle treffen müssen, an der sie zusammenstoßen (Fig. 21 *tap*).

Der Querschnitt durch das Auge (Fig. 22) zeigt besonders schön, daß die Retinazellen (*rz*) durch pigmentiertes Zwischengewebe voneinander gesondert sind. Die untere Hälfte des Schnittes, die nach der Entpigmentierung ausgeführt ist, zeigt die unregelmäßige Lage der Zwischengewebskerne (*zwk*). Die beiden Tapetumflügel (*tap*) umschließen die recipierenden Elemente (*rec.el*). Auf die Struktur dieser Elemente werde ich sofort zurückkommen müssen, und möchte nur noch darauf aufmerksam machen, daß die ganze recipierende Region durch eine feine Linie in zwei Teile geschieden ist (Fig. 22, vgl. auch Fig. 20). Dies zeigt, daß von einem Tapetumflügel zum andern zwei Reihen von Retinazellen nebeneinander stehen. Daher biegen die Enden der Retinazellen auch genau von dieser Mittellinie der recipierenden Region beiderseits nach außen um (Fig. 20).

Digitized by Google

3. Recipierende Elemente (Rhabdomplatten).

BERTKAU (85, S. 604) vermutete, daß »die Retinazelle vielleicht mehr als zwei Stäbchen entwickele«.

HESSE (01) hat von Spinnen dieser Gruppe nur *Latrodectes* näher untersucht. Er bemerkt hierüber (01, S. 445) »die Stiftchen selbst sind sehr deutlich, und ihre Beziehungen zu den benachbarten Zellen finden, in ihrer Richtung auf jene zu, ihren unverkennbaren Ausdruck ... Das Zellplasma zwischen den beiden Stiftchensäumen erscheint an meinen Präparaten — wohl infolge ungenügenden Eindringens des Konservierungsmittels — homogen und stark färbbar, von Vacuolen durchsetzt, so daß man Neurofibrillen in demselben nicht erkennen kann; nur nach Analogie kann ich schließen, daß wir es hier wirklich mit einem echten Stiftchensaum zu tun haben.«

Leider stand mir die genannte Spinne nicht zur Verfügung. Ich habe die fraglichen Verhältnisse hauptsächlich bei *Tegenaria*, *Amaurobius* und *Argyroneta* untersucht und bin zu dem Resultate gekommen, daß hier, ebenso wie in den invertierten Augen, das randständige Plasma der Retinazellen zu mehrwabigen Alveolarsäumen differenziert ist, die ihrerseits wiederum an ihren Berührungsflächen stark färbbare Cuticularsäume entwickeln. Auf allen Präparaten treten diese Cuticularsäume zwischen den einzelnen Retinazellen stark hervor (Fig. 21, 22, 24 *B cs*). Ich untersuchte diese Strukturen nur auf den dünnsten Schnitten in Wasser (Fig. 23). Während, wie betont, die basalen Teile (*bs*) der Retinazellen durch pigmentiertes Zwischengewebe (*pig.zw*) isoliert sind, treten sie nach dem Durchtritte durch das Tapetum in direkte Berührung. Die beiden in Fig. 23 dargestellten Zellen sind einem Fig. 21 entsprechenden Längsschnitte entnommen, der nicht genau durch die Mittelebene des Auges ging, so daß nur einzelne Zellen die Verbindung mit dem Basalteil (*bs.e*) zeigen, während andre, infolge der auf Fig. 20 und 24 *A* dargestellten Ausbuchtung der Basalteile (*bs*), durch das Tapetum in zwei Teile getrennt erscheinen (Fig. 23 *tap*). In allen Fällen ließ sich auch hier erkennen, daß der »Stiftchensaum« HESSES nicht aus freien »Stiftchen« besteht, sondern daß diese untereinander durch Querfädchen zu einem Alveolarwerk verbunden sind.

Es findet sich also hier ebenfalls ein mehrwabiger Alveolarsaum an der Berührungsfläche der Zellen (Fig. 23 *alv*). Die »Stiftchen« kommen dadurch zustande, daß drei bis vier gleich große Alveolen in einer zur Wand der Zelle senkrechten Reihe angeordnet sind. Die

Digitized by Google

senkrecht zum Cuticularsaum (*cs*) gerichteten Wände dieser Waben gehen kontinuierlich ineinander über und fallen daher viel leichter ins Auge, als die ohnehin etwas feineren Querwände. Der Cuticularsaum (*cs*) muß wohl auch hier aus einer festeren, dichteren Substanz bestehen, da er stärker färbbar ist, auch viel dickere Wabenwände und Knotenpunkte besitzt. Auf stark macerierten Schnitten fand ich gleichfalls, daß die Cuticularsäume (*cs*) der Maceration großen Widerstand entgegengesetzt hatten und in ihrer Form kaum verändert waren; doch war die sonst ziemlich deutliche alveoläre Struktur dann an manchen Stellen verwischt; es schien, als seien die Säume etwas gequollen.

Zwischen je zwei zu einer Zelle gehörigen recipierenden Elementen liegt das indifferente Zellplasma (*rzpl*), das den Basalteil der Retinazelle (*bs*) mit ihrem Kernteil verbindet. Die Struktur des übrigen Zellplasmas ist ebenfalls eine großmaschig alveoläre, wie ich sie bereits oben für die invertierten Augen beschrieb.

Das Tapetum (Fig. 23 *tap*) zeigt in der Richtung der großen Achse des ellipsoidisch gebauten Auges eine längsfaserige Maschenstruktur. Wie die oben erwähnten Kriställchen zu den längsgestreckten Alveolen des Plasmas liegen, konnte ich leider nicht erkennen, da es mir nicht gelang, Zupfpräparate von genügender Feinheit anzufertigen. Auf Schnitten sind die Kriställchen immer verschwunden, da sie, wie es scheint, schon von Alkohol gelöst werden.

c. Convertierte Augen mit rostförmigem Tapetum (freilebende Spinnen).

(Fig. 25—33.)

Diese Augen sind von den früheren Autoren verhältnismäßig am besten untersucht worden. Der Grund hierfür ist wohl, daß sie in der Regel die größten aller Augen sind.

1. Linse und Glaskörper.

Bei allen freilebenden Spinnen ist die Linse äußerlich stark vorgewölbt (Fig. 25 *L*). Ihre Struktur ist die gleiche wie die der früher geschilderten Augen. Der Glaskörper (Fig. 25 *gl*) hat hier seine höchste Entwicklung erreicht. Seine Zellen sind vollkommen radiärsymmetrisch zur Linse geordnet, nachdem sie während der Entwicklung dieselben asymmetrischen Stadien durchlaufen haben, die oben für die convertierten Augen der Netzspinnen beschrieben wurden (vgl. Taf. XV, Fig. 3 und 4 *gl*). Die einzelnen Glaskörperzellen sind bedeutend verlängert, und ihr Plasma bildet nur eine ganz dünne oberflächliche Lage. Der kleine längliche Kern (*glk*) ist deshalb der Zellwand dicht

Digitized by Google

angeschmiegt, wie ich es schon oben beschrieb (vgl. Taf. XV, Fig. 8 *glk*). Weitaus der größte Teil der Zelle ist von durchsichtigem Secret erfüllt (Fig. 25 *gls*).

Wie schon GRENACHER (79, S. 47) hervorhebt, »erreichen die peripherisch gelegenen Zellen des Glaskörpers die Retina nicht«. Diese Zellen endigen also frei mit ihrer nach innen abgeschiedenen Membran an dem den Augenbulbus umhüllenden Gewebe. Eine Iris ist auch hier vorhanden, jedoch ist sie wenig ansehnlich (Fig. 25 *ir*).

2. Retina.

(Retinazellen, Zwischengewebe, Tapetum.)

Nach GRENACHERS Untersuchungen (79, S. 48) besteht die Retina aus drei Zonen, einer vorderen, dem Glaskörper anliegenden, dunklen, auf die eine mittlere, etwas durchsichtigere folgt, in der man die »pallisadenartig nebeneinander stehenden Stäbchen« erkennen kann. An diese Zone schließt sich proximal eine »längsstreifige« letzte an. GRENACHER erkannte, daß sich die Pigmentierung der Retina bis zum distalen Ende der Stäbchen erstreckt; doch behauptete er, daß »diese nicht allseitig von Pigment umhüllt sind, sondern daß sie in Reihen angeordnet sind, die durch Pigmentstreifen voneinander getrennt sind«. Jeder Retinazelle schrieb er nur ein Stäbchen zu, das in ihrer Mitte gelegen sei.

Erst BERTKAU (85) gelang es, das Tapetum auch bei diesen Typus des convertierten Auges aufzufinden. Mit Recht behauptete er, daß das in »Streifen zerschlitzte Tapetum« für die ganze Anordnung der übrigen Elemente des Auges maßgebend ist. Er beschrieb dieses System parallel zueinander verlaufender Tapetumstreifen sehr genau für *Dolomedes limbatus* (S. 614). Durch die Spalten zwischen den einzelnen Tapetumstreifen treten die Nervenfasern zu den »Stäbchen«. BERTKAU vermutete, daß die Nervenfasern zwischen beiden Stäbchen hindurch als »Fäden« bis zum Kern verlaufen.

HENTSCHEL (99), dessen Hauptverdienst es ist, die Entwicklung dieser Augen richtig erkannt zu haben, bringt für das ausgebildete Auge im wesentlichen nicht viel Neues. Die Nervenfasern sollen nach dem Durchtritt durch die Tapetumspalten sich »an die Stäbchen anschmiegen« und nach oben immer enger anschließen (S. 522). »Erst am oberen Ende der Stäbchenschicht geht ihre Spur zwischen den dichtgedrängten schlauchförmigen Zellen verloren.« Die Verbindungsstelle zwischen Nervenfaser und Retinazelle entzog sich also seiner Beobachtung.

Durch Vergleich der in verschiedenster Weise geführten Längsschnitte

Digitized by Google

mit Querschnitten, was auch hier von großer Bedeutung für das Verständnis ist, glaube ich manche Punkte, die die erwähnten Autoren teils übersehen, teils falsch gedeutet haben, aufklären zu können.

Während wir im vorigen Kapitel fanden, daß die Basalteile der Retinazellen bei den Netzspinnen nur in einem medianen Spalt das trichterförmige Tapetum durchbrechen, finden wir hier, daß die Basalteile (Fig. 25 *bs*) plötzlich schmäler werden und zu je zweien durch die Spalten zwischen den Tapetumstreifen (*tpstr*) zu den recipierenden Elementen (*rec.el*) treten. Es scheint zweckmäßig, auch hier zunächst die Gestalt und den Verlauf der Retinazellen auf einem Schema zu betrachten (Fig. 26 *A*). Die hier dargestellten vier Retinazellen sind dem Längsschnitt (Fig. 25) eines Auges der zweiten Augenreihe von *Lycosa* entnommen, der sagittal durch den Cephalothorax geführt ist. Wir sahen oben, daß die Nervenfasern nach dem Eintritt in den Bulbus in die Basalteile der Retinazellen übergehen (Fig. 26 *A bs*). Die früheren Autoren haben diesen Teil der Retinazellen noch zur Nervenfaser gerechnet. Die Untersuchung seiner Plasmastruktur bestimmt mich jedoch, ihn als den basalen Teil der Retinazellen anzusehen, da ihm schon die charakteristische lockermaschige Struktur des Plasmas der Retinazellen mit den Knotenpunkten zahlreich eingelagerten, stark färbbaren körnigen Elementen zukommt.

Diese Basalteile (Fig. 26 *A bs*), welche durch pigmentiertes Zwischengewebe voneinander getrennt sind, treten zu je zweien[1] zwischen den hier quer getroffenen Tapetumstreifen (*tpstr*) hindurch zu den recipierenden Elementen (*rec.el*). Auf einem Tapetumstreifen stehen also je zwei Reihen recipierender Elemente, die auf Fig. 26 *A* von der Fläche zu sehen sind (*rec.el*). Auch die recipierenden Elemente werden allseitig durch pigmentiertes Zwischengewebe voneinander isoliert (*pig.zw*). Im weiteren Verlaufe bleiben die Retinazellen bis zum Glaskörper durch Zwischengewebe getrennt, nur findet sich vor den recipierenden Elementen naturgemäß kein Pigment mehr im Zwischengewebe. Dies vordere, pigmentfreie Zwischengewebe, das alle Retinazellen allseitig umgibt, bildet zwischen je zwei Retinazellen einen verdickten Streifen, der genau über dem betreffenden Tapetumstreifen liegt und diesem parallel zieht (*zw.pa*). In diesen verdickten parallel zueinander verlaufenden Zwischengewebsstreifen liegen die Kerne des gesamten distalen Zwischengewebes. Für das genauere Verständnis dieser schwierigen

[1] Das heißt, eigentlich in je zwei Reihen, die hier jedoch quergeschnitten sind, so daß nur zwei ihrer Zellen getroffen wurden.

Digitized by Google

Verhältnisse ist es wichtig, festzustellen, daß die beiden Retinazellen (Fig. 26 *A* 2 u. 3), welche durch denselben Tapetumspalt treten, weiter distal wiederum zwischen den entsprechenden Zwischengewebsstreifen (*zw.pa*) zu ihren Kernen ziehen.

Nach diesen Bemerkungen über Form und Verlauf der Retinazellen können wir den Längsschnitt Fig. 25, der aus später zu erwähnenden Gründen nicht genau durch die Medianebene geht, verstehen.

Wir sehen die Retinazellen (Fig. 25 *rz*) dicht über den recipierenden Elementen (*rec.el*) zu je zweien zwischen den oberen parallelen Zwischengewebsstreifen (*zw.pa*) zu ihren Kernteilen anschwellen. Bevor ich den Schnitt Fig. 25 näher beschreibe, muß hervorgehoben werden, daß die oberen parallelen Zwischengewebsstreifen (Fig. 28 *zw.pa*) sich in einer axialen Mittelebene des Auges zu einem breiten mittleren Zwischengewebsstreifen vereinigen, der senkrecht zu den parallelen Zwischengewebsstreifen das Auge durchzieht (s. den Querschnitt Fig. 28 *zw.m*).

Aus dem Dargelegten geht klar hervor, daß wir in Fig. 25 und 26 *A* keine ganz genau medianen Schnitte vor uns haben, da sie den in der Medianebene das Auge durchsetzenden mittleren Zwischengewebsstreifen (Fig. 28 *zw.m*) nicht getroffen haben, vielmehr die parallelen Zwischengewebsstreifen (Fig. 25, 26 *A*, 28 *zw.pa*) quer durchschneiden. Ich habe in Fig. 25 als Übersichtsbild absichtlich keinen genau medianen Schnitt gewählt, weil auf einem solchen die recipierenden Elemente mit den kernführenden Enden der Retinazellen nicht in Verbindung ständen, wegen des breiten dazwischen geschobenen Zwischengewebsstreifen, welchen die Retinazellen umgehen müssen.

Fig. 27 zeigt einige Zellen, die solch einem genau medianen Schnitte, der durch den breiten Zwischengewebsstreifen (*zwm*) geht, entnommen sind. Der Zwischengewebsstreifen ist noch nicht genau mitten getroffen, sonst dürfte überhaupt keine Verbindung zwischen den recipierenden Elementen und den Kernteilen zu finden sein, alle Retinazellen müßten vielmehr durch den Zwischengewebsstreifen in zwei Teile getrennt sein, wie es auch genau in der Mitte des Auges der Fall ist. Verfolgen wir nun auf Fig. 27 den weiteren Verlauf der, durch pigmentiertes Zwischengewebe voneinander isolierten Basalteile der Retinazellen (*bs*). Basalteil 1 und 2 (*bs*) treten nach einer starken Einschnürung (*bs.e*) gemeinsam zwischen zwei Tapetumstreifen (*tpstr*) zu den zugehörigen Elementen (*rec.el*). Dasselbe gilt für die Basalteile (*bs*) 3 und 4. Jedoch fällt es auf, daß auf demselben Schnitte immer nur der Eintritt der Basalteile 1, 3, 5 oder 2, 4, 6 usw. sichtbar ist. Dies rührt daher, daß die Spalten zwischen den Tapetumstreifen so

Digitized by Google

schmal sind, daß die Retinazellen trotz ihrer starken Einschnürung nur in einer Reihe durchtreten können. Der nächstfolgende Schnitt würde dann den Durchtritt Basalteile 2 und 4 zeigen. Wir sehen ferner, daß auf dem Schnitt Fig. 27 nur die recipierenden Elemente (*rec.el*) der Zellen 1, 3, 5 längs getroffen sind, während die der Zellen 2 und 4 tiefer liegen, von Pigment überdeckt sind und bei hoher Einstellung nur durchschimmern.

Um diese Verhältnisse zu erklären, müssen wir den Querschnitt Fig. 29 durch die recipierenden Elemente zu Hilfe nehmen. Die Richtung des Pfeiles in Fig. 29 zeigt etwa an, wie der Längsschnitt Fig. 27 geführt ist. Es sind drei Reihen von Retinazellen im Querschnitt dargestellt. Nehmen wir an, die Reihen 1 und 2 (Fig. 29 †) stünden auf demselben Tapetumstreifen, so entspricht die von dem in der Pfeilrichtung geführten Längsschnitt getroffene Retinazelle der Reihe 1 auch der Retinazelle 1 in Fig. 27. Da die Retinazellen etwa 4—5 μ breit, und die Schnitte etwa ebenso dick sind, so wird von der zweiten Reihe (Fig. 29) zwar eine Zelle wohl noch etwas angeschnitten werden, ist aber, wie wir sehen, zum größten Teil von dem in der Hauptsache getroffenen Pigment überdeckt (Fig. 27, Retinazelle 2 *rec.el*).

Während bis jetzt nur Längsschnitte besprochen wurden, die in der Richtung des mittleren oberen Zwischengewebsstreifens geführt sind, müssen wir nun auch die hierzu senkrechten betrachten (Fig. 26 *B* und *C*). Dieselben werden zweierlei Bilder zeigen, je nachdem sie einen Tapetumstreifen (*tpstr*) und den zugehörigen parallelen Zwischengewebsstreifen (*zw.pa*) (Fig. 26 *B*) längs getroffen haben, oder ob sie (Fig. 26 *C*) die Basalteile (*bs.c*) der Retinazellen treffen. Im ersteren Fall müssen die Retinazellen durch den Tapetum- und den Zwischengewebsstreifen, um den sie herum biegen müssen, auf Schnitten in drei Teile zerlegt werden (Fig. 26 *B*); im zweitgeschilderten Falle dagegen können wir die Retinazellen in ihrer völligen Ausdehnung bis zu den Kernen verfolgen (Fig. 26 *C*).

Ich habe dies nur deshalb ausführlicher hervorgehoben, weil Bilder, wie Fig. 26 *B*, leicht zu dem Irrtum führen könnten, daß eine Verbindung zwischen Basalteil und recipierendem Teil einerseits und zwischen recipierendem Teil und Kernteil der Retinazellen anderseits nicht bestehe. Nachdem der komplizierte Verlauf der Retinazellen auf Längsschnitten geschildert wurde, gehe ich zur Besprechung der Querschnitte über, die zum vollen Verständnis notwendig sind.

Im Grunde des Augenbulbus besitzen die Basalteile der Retinazellen polygonale, unregelmäßige Querschnitte. Je näher sie den

Digitized by Google

recipierenden Elementen kommen, um so mehr nähern sie sich einer keilförmigen Gestalt (Fig. 30 *bs*). In dieser Gegend rücken die beiden Reihen von Zellen, die weiter distal durch denselben Tapetumspalt treten, näher zusammen, indem zwischen ihnen und den beiden benachbarten Doppelreihen von Zellen etwas breitere Streifen von Zwischengewebe auftreten, was auch auf Längsschnitten (Fig. 27) unterhalb des Tapetums zu erkennen ist. Beim Durchtritt durch das Tapetum (Fig. 30 *tpstr*) sind, wie schon oben beschrieben, die beiden Zellreihen dicht ineinander geschoben, so daß sie nur noch eine einzige Reihe bilden (*bs.e*). Der Querschnitt der Zellen ist an der Durchtrittsstelle nur ein Fünftel so dick, als der der Basalteile. Nach dem Durchtritt nimmt die Retinazelle sofort wieder ihre frühere Dicke (Fig. 30 *rz*) an und bildet am Rand die beiden recipierenden Elemente aus (*rec.el*).

Infolge der alternierenden Anordnung der Basalteile, sowohl unterhalb des Tapetums als auch noch bei ihrem Durchtritt durch den Tapetumspalt, sowie infolge ihres Verlaufes abwechselnd nach rechts und links auf die benachbarten Tapetumstreifen, wird das Alternieren der benachbarten Retinazellreihen in der recipierenden Region hervorgerufen, wie wir es auf Fig. 29 sehen. Die einzelnen Retinazellen (*rz*) sind in der Stäbchenregion durch pigmentiertes Zwischengewebe voneinander isoliert (*pig.zw*). Hier bilden sie auf ihrer Oberfläche je zwei in allen Retinazellen gleich gerichtete recipierende Elemente aus. Diese sind auf dem Querschnitt als etwa halbmondförmige, innerhalb der Zellen opponierte Gebilde zu erkennen. Über die Struktur dieser Elemente werde ich im folgenden Abschnitte berichten. Distal von der Region der recipierenden Elemente (Fig. 28) rücken die Retinazellen, die sich über demselben Tapetumstreifen erhoben haben, wieder näher zusammen, während sich zwischen den benachbarten zwei Zellreihen die verbreiterten, parallelen Streifen des Zwischengewebes entwickeln (*zw.pa*).

Vergleiche ich nun kurz meine Befunde mit denen der früheren Autoren, so finde ich, daß durch BERTKAU (85) zum ersten Male festgestellt wurde, daß die Basalteile (»Nervenfasern«) zu je zweien durch die Tapetumspalten zu den »Stäbchen« treten, und daß diese letzteren in alternierenden Reihen stehen.

Jedoch gelang es weder BERTKAU (85) noch HENTSCHEL (99), den Durchtritt der Basalteile genau festzustellen; beide haben ferner das System der oberen Zwischengewebsstreifen nicht erwähnt.

Digitized by Google

3. Recipierende Elemente.

Die ersten Angaben über die recipierenden Elemente in den convertierten Spinnenaugen finden wir bei Hentschel (99, S. 517). »Allem Anscheine nach bildet die Zelle ein zweiteiliges (nicht zwei einzelne!) Stäbchen aus, das die Form eines längsgespaltenen, meist oben und unten abgerundeten Cylinders hat. Auf Querschnitten erscheinen die beiden Teile infolgedessen halbmondförmig mit einander zugewandten geraden Seiten. Bei der Untersuchung von Längsschnitten, die etwas maceriert sind, läßt sich häufig noch eine schichtartige Querteilung der Stäbchen erkennen, wie sie von Purcell für die Phalangidenaugen beschrieben wurde«.

Hesse (01) hat dann nachgewiesen, daß die Ansicht Hentschels (99), es sei in jeder Zelle »nur ein zweiteiliges Stäbchen«, falsch ist. Er erkannte, daß zwei recipierende Elemente an gegenüberstehenden Seiten einer Zelle sich vorfinden. Er bemerkt hierzu (S. 445): »Nur ist der Plasmarest zwischen den beiden Stiftchensäumen so reduziert, daß er nur wie eine dicke Scheidelinie aussieht, die das Stäbchen in zwei Teile trennt«.

Der Ansicht Hesses, daß es sich hier um »Stiftchensäume«, also um die freien Endigungen von Neurofibrillen, handle, kann ich nicht zustimmen. Nirgends fand ich irgendwelche Bildungen, die fibrillenähnlich waren. Hesse muß selbst zugeben (S. 446), daß er Neurofibrillen, mit denen er doch seine Stiftchensäume immer in Beziehung bringt, »im einzelnen nicht verfolgen konnte«. Nach meinen Befunden sind auch hier die beiderseits auf der Seitenfläche der Zelle liegenden recipierenden Elemente nur besonders differenzierte alveoläre Bildungen des Zellplasmas.

Auf etwa 5 μ dicken Querschnitten der Augen von *Lycosa* (Fig. 31*A*), die mit Dahlia, Bleu de Lyon und der Blochmannschen Methode gefärbt sind, erscheinen die recipierenden Elemente (*rec.el*) als zwei dunkelgefärbte halbmondförmige Gebilde. Zwischen ihnen liegt das Zellplasma (*rz.pl*), dem sie ihre Entstehung verdanken. Untersucht man solche Schnitte in Wasser, so erkennt man an den Elementen die Andeutung einer Zusammensetzung aus zwei Schichten und einer wabigen Struktur. Deutlich wird letztere erst an äußerst dünnen (etwa 1—1,5 μ), mit Eisenhämatoxylin stark gefärbten Schnitten (Fig. 31 *B*). Wir erkennen dann, daß die recipierenden Elemente auch hier aus zwei Schichten, den Cuticularsäumen (*cs*) und den Alveolarsäumen (*alv*), bestehen. Das Retinazellplasma (*rz.pl*) hat also an seiner Oberfläche

Digitized by Google

zwei Lagen von ziemlich gleich großen Alveolen differenziert; die äußere dieser Lagen (*cs*) ist fester, dichter und am stärksten lichtbrechend geworden; sie bildet den Cuticularsaum. Das zwischen den beiden recipierenden Elementen befindliche undifferenzierte Plasma ist in den einzelnen Fällen verschieden ansehnlich ausgebildet. So besitzt es in Fig. 31 *B* (*rz.pl*) eine Breite von zwei bis drei Alveolen, während es in Fig. 31 *C* nur noch aus einer Alveolenreihe mit äußerst stark hervortretenden Knotenpunkten besteht. Im Gegensatz zu dem eben geschilderten Bau der recipierenden Elemente fand ich bei *Tarentula*, daß der Cuticularsaum nach außen noch von einer äußerst dünnen Plasmalage überzogen war, die einen äußersten Alveolarsaum (Fig. 31*D* *alv*) bildete, der sich durch hellere Färbung vom Cuticularsaum (*cs*) deutlich unterschied. Ähnliches fanden wir ja schon oben in den invertierten Augen der freilebenden Spinnen (vgl. Taf. XV, Fig. 13).

Wir sahen oben (Fig. 30), daß der Basalteil der Retinazelle (*bs*) nach dem Durchtritt durch einen Tapetumspalt (*bs.e*) sich oberhalb des Tapetumstreifs (*tpstr*) bedeutend verbreitert und nun die beiden recipierenden Elemente ausbildet (*rec.el*). In Fig. 32 ist nun ein Querschnitt durch den Basalteil der eben beginnenden recipierenden Elemente abgebildet (bei stärkster Vergrößerung in Wasser). Der Schnitt war mit Dahlia gefärbt. Infolgedessen haben sich die recipierenden Elemente (*rec.el*) sehr dunkel tingiert, wie schon oben erwähnt. Wir bemerken das Plasma des Basalteiles (*bs*) mit seiner lockeren unregelmäßigen Maschenstruktur, in deren Knotenpunkten verschiedene körnige Elemente eingestreut sind. Distalwärts zieht sich das Plasma allmählich ganz zwischen die beiden recipierenden Elemente zurück.

Beim Anfertigen der Längsschnitte gelang es mir, einen äußerst dünnen Schnitt zu erreichen, auf dem die Verhältnisse besonders klar erscheinen (Fig. 33). Die beiden Retinazellen, deren mittlere Region vorliegt, sind in verschiedener Weise getroffen. Bei 1 ist der Übergang des Basalteiles (*bs*) in den recipierenden Teil genau zu verfolgen. Wir erkennen ferner deutlich die einwabigen Cuticularsäume (*cs*), deren äußere Wabenwände besonders stark lichtbrechend und dicht erscheinen; innen schließen sich ihnen die einwabigen Alveolarsäume an (*alv*). Zelle 2 ist dagegen so getroffen (vgl. Fig. 26 *B*), daß sie von dem unter ihren recipierenden Elementen gelegenen Tapetumstreif (*tpstr*) mit seiner längsfaserigen Maschenstruktur unterbrochen wird. Ferner ist die Zelle anscheinend nach dem Typus des in Fig. 31 *C* dargestellten Querschnitts gebaut, wogegen Zelle 1 etwa dem Querschnitt 31 *B* entspricht. Das Zellplasma (*rzpl*) ist so stark reduziert, daß es nur noch

durch eine Lage von Waben gebildet wird, deren Knotenpunkte besonders kräftig sind, so daß man sie in ihrer Aufeinanderfolge bei schwächerer Vergrößerung leicht für eine Fibrille oder für eine Scheidewand zwischen beiden recipierenden Elementen halten könnte, wie dies HENTSCHEL (99) anscheinend getan hat.

HESSE (01, S. 445) hat diesen stark reduzierten Plasmarest als »eine granulierte, aus zahlreichen Pünktchen zusammengesetzte Scheidewand« beschrieben und erkannt, daß sie der »Plasmarest der Zelle« ist. Die von ihm beschriebenen »Pünktchen« sind eben die Knotenpünktchen der Waben, von deren Vorhandensein er sich nicht überzeugt hat. Hervorzuheben wäre nur noch, daß am distalen Ende der recipierenden Elemente das zwischen ihnen befindliche Zellplasma meist an Dicke bedeutend zunimmt, so daß die Elemente an ihrem Distalende fast immer etwas divergieren (Fig. 33).

d. Convertiertes Auge mit trichterförmigem und rostförmigem Tapetum.

Während bei *Epeira* die seitlich gelegenen Augen nach dem gewöhnlichen Typus der convertierten Augen mit trichterförmigem Tapetum gebaut sind, weichen dagegen die sog. hinteren Mittelaugen beträchtlich davon ab.

Diese Augen setzen sich aus zwei ungleichen Hälften zusammen, von denen die eine nach dem Typus der convertierten Augen der Netzspinnen, die andre dagegen nach dem der freilebenden Spinnen gebaut ist. So weit es mein Material erlaubt, möchte ich annehmen, daß wahrscheinlich alle Species der Gattung *Epeira* solch dimorphe Mittelaugen der zweiten Reihe besitzen.

BERTKAU (85) hatte zuerst »die total verschiedenartige Ausbildung der verschiedenen Teile desselben Auges« bei *Epeira* erkannt. Ich werde mich mit seinen Befunden im folgenden noch zu beschäftigen haben.

Wie ein Querschnitt des Auges (Taf. XVII, Fig. 35) lehrt, ist ein solches Auge ebenfalls ellipsoidisch gebaut. Wir betrachten zunächst einen Längsschnitt, der in der Richtung der kleinen Achse dieser Ellipse geführt ist (Fig. 34). Die linke Hälfte dieses Schnittes (Fig. 34) ist, wie wir sofort bemerken, nach dem Typus der convertierten Augen mit rostförmigem Tapetum gebaut, während die rechte dem der convertierten Augen mit trichterförmigem Tapetum nahezu entspricht. Wir beobachten in ihr ebenfalls ein trichterförmiges Tapetum (*tap*), das allerdings hier ungleichseitig ausgebildete »Flügel« besitzt, indem der Flügel, der diese Augenhälfte von der Gegenhälfte trennt, gleich

einer Mauer, einen Abschluß bildet. Die retortenartig gekrümmten Retinazellen (*rz*) sind nur nach der Bulbusoberfläche hin entwickelt. Sonst entspricht diese Augenhälfte, wie auch der Querschnitt lehrt (Fig. 36 rechte Hälfte), im allgemeinen ganz dem oben beschriebenen convertierten Augen der Netzspinnen. Die andre Augenhälfte (links Fig. 34 und 35) ist der Medianebene des Körpers zugewendet. Wir erkennen sofort an den Tapetumstreifen (Fig. 35 *tpstr*), daß wir es hier mit einem Auge mit rostförmigem Tapetum zu tun haben. Der Längsschnitt (Fig. 34) ist annähernd in der Richtung der Tapetumstreifen geführt, so daß er stellenweise die (hier ein wenig schief) längsgetroffenen Tapetumstreifen (*tpstr*) unter der recipierenden Region zeigt. Während also das Bauprinzip mit dem des convertierten Auges der freilebenden Spinnen übereinstimmt, werden wir doch sehen, daß im einzelnen einfachere Verhältnisse herrschen.

Zu diesem Zweck studieren wir einen Längsschnitt, der in der Richtung der großen Achse der Augenellipse geführt ist, und der die fragliche Augenhälfte getroffen hat. Ich habe in Fig. 37 drei Retinazellen eines solchen Schnittes dargestellt. Verfolgen wir die von hinten ins Auge eintretenden Nervenfasern (*nf*), so beobachten wir wiederum ihren direkten Übergang in die Basalteile der Retinazellen (*bs*). Im weiteren Verlauf erfahren jedoch diese Basalteile (*bs*) beim Durchtritt durch die Tapetumspalten keine Einschnürung (*bs.e*), sondern treten, im Gegensatz zu den oben beschriebenen Verhältnissen, in voller Breite in die recipierenden Elemente ein. Dies Verhalten ist nur dadurch zu erklären, daß die Tapetumstreifen hier viel schmäler sind und deshalb keine Einschnürung der Basalteile hervorrufen. Diesen Durchtritt der Basalteile (*bs.e*) hat Bertkau (85, S. 625) völlig übersehen; er behauptete, daß hier »die Nervenfasern (Basalteile) blind enden«, also nicht durch den Tapetumspalt mit den distal vom Tapetum gelegenen Retinazellen zusammenhängen. Als Ersatz für die nach seiner Meinung fehlenden Stäbchen hätten die Nervenfasern »von einer Membran umschlossene und mit einem homogenen, zähflüssigen Inhalt erfüllte Kästchen« ausgebildet. Diese vergleicht er mit den Phaosphären der Skorpione. Ich werde unten noch auf diese Angabe zurückkommen müssen. Verfolgen wir zunächst den Verlauf der Retinazellen (*rz*) von den recipierenden Elementen (*rec.el*) zum Kern (*rzk*). Auch hier haben wir ganz einfache Verhältnisse; die Retinazellen sind von gleichmäßig verteiltem pigmentfreien Zwischengewebe (*zw.pgfr*) umgeben, ohne daß besondere »Zwischengewebsstreifen« gebildet sind, um welche die Zellen herumbiegen müßten, um zu ihrem Kernteil zu gelangen. Der Kernteil der

Retinazellen liegt also hier stets direkt vor dem zugehörigen recipierenden Teil (Fig. 34, 37 *rzk*).

Zum Schluß möchte ich noch etwas auf die recipierenden Elemente dieser Augenhälfte eingehen. BERTKAU (85) meinte, daß die oben erwähnten »Kästchen« (Fig. 34, 36, 37 *rec.el*) eine Art Phaosphären seien. Die nähere Untersuchung zeigte mir jedoch, daß es sich um Elemente handelt, welche dieselbe Struktur haben wie die recipierenden Elemente der meisten andern Augen.

Der Querschnitt dieser Elemente (Fig. 36), welche durch pigmentiertes Zwischengewebe (*pig.zw*) voneinander isoliert sind, zeigt uns, daß auch hier an den zwei gegenüberliegenden Flachseiten der Zellen Alveolarsäume ausgebildet sind, von dichterer und stärker lichtbrechender Beschaffenheit. Nach außen sind diese Säume durch eine feste und dunkel gefärbte pelliculaartige Membran abgeschlossen. Dagegen ist von einem scharf hervortretenden Cuticularsaum nichts zu erkennen. Dies erinnert an das, was ich im embryonalen invertierten Auge von *Epeira* beobachtete, wo ebenfalls nur Alveolarsäume vorhanden waren, während ein dichterer Cuticularsaum noch fehlte. Zwischen den beiden Alveolarsäumen (*alv*) ist deutlich, wenn auch in dünner Lage, das unregelmäßige undifferenzierte Zellplasma (*rz.pl*) zu sehen.

III. Zusammenfassung und Allgemeines.

In der vorliegenden Arbeit hoffe ich eine annähernd allgemein gültige Klassifikation der anscheinend so verschiedenen Spinnenaugen gefunden zu haben. Wir sahen, daß die Einteilung auf dem Bau und dem Entwicklungsstadium beruht, bis zu welchem die Augen fortgeschritten sind, und daß das letztere wieder abhängig ist von der Lebensweise der betreffenden Spinnen.

Als Hauptresultat möchte ich deshalb den Nachweis anführen, daß die Augen der freilebenden Spinnen in ihrer Entwicklung weiter fortgeschritten sind als die der Netzspinnen. Diese fortgeschrittenere Entwicklung der ersteren wird durch die freie Lebensweise ohne die Anfertigung eines Fangnetzes erklärt, indem sie beim Erbeuten ihrer Nahrung hauptsächlich durch die Schärfe ihrer Augen geleitet werden.

Die Spinnenaugen sind einfache Ocellen, die zum Teil durch Inversion (vordere Mittelaugen), zum Teil durch einen einfachen Einsenkungsprozeß (hintere Mittelaugen und Seitenaugen) entstanden sind.

Retinulaebildungen, d. h. die Bildung eines axialen Rhabdoms

Digitized by Google

durch eine Gruppe von Retinazellen, kommen bei echten Spinnen nicht vor. Vielmehr finden wir bei den auf einer niederen Stufe stehenden Augen der Netzspinnen, daß die einzelnen Retinazellen in der recipierenden Region immer zusammenstoßen und jede Zelle an allen Berührungsflächen mit den benachbarten Zellen recipierende Säume ausbildet:

Bei den höher entwickelten Augen der freilebenden Spinnen sind die Retinazellen durch sekundäres Vordringen des pigmentierten Zwischengewebes auch in der recipierenden Region allseitig voneinander isoliert, so daß jede Zelle zwei recipierende Elemente an den entgegengesetzten Seitenflächen hervorgehen läßt.

Die Erörterung, ob wir die rhabdombildenden Augen der Skorpioniden und Phalangiden, oder die einfachen Ocellen der Araneinen, Pedipalpen und Hydrachniden als eine höhere entwicklungsgeschichtliche Stufe des Arachnidenauges auffassen sollen, ist an dieser Stelle nicht meine Aufgabe.

Heidelberg, im Oktober 1907.

Verzeichnis der zitierten Literatur.

1886. Ph. Bertkau, Beiträge zur Kenntnis der Sinnesorgane der Spinnen. I. Die Augen der Spinnen. Arch. mikr. Anatom. Bd. XXVII. S. 589.

1886. — Über den Bau der Augen bei Spinnen. Verhandl. Naturhist. Verein für Rheinland und Westfalen. 42. Jahrgang. S. 218.

1901/03. W. Bösenberg, Die Spinnen Deutschlands. Zoologica. Bd. XIV. Lief. 1.

1892. O. Bütschli, Untersuchungen über mikroskopische Schäume und das Protoplasma. Leipzig 1892.

1883. Fr. Dahl, Analytische Bearbeitung der Spinnen Norddeutschlands. Verhandl. des naturw. Vereins für Schleswig-Holstein. Bd. V. Heft 1.

1880. V. Graber, Über das unicorneale Tracheatenauge. Arch. mikr. Anatomie. Bd. XVII. S. 58.

1879. H. Grenacher, Untersuchungen über das Sehorgan der Arthropoden, insbesondere der Spinnen, Insekten und Crustaceen. Göttingen 1879.

1880. — Über die Augen einiger Myriapoden. Arch. mikr. Anat. Bd. XVIII. S. 415.

1899. E. Hentschel, Beiträge zur Kenntnis der Spinnenaugen. Zoolog. Jahrbücher. Bd. XII. S. 509.

1901. R. Hesse, Untersuchungen über die Organe der Lichtempfindung bei niederen Tieren. VII. Von den Arthropodenaugen. Diese Zeitschr. Bd. LXX. S. 347.

1891. K. Kishinouye, On the development of Araneina. Journ. of the College of Science. Imp. University Tokyo, Japan. Vol. IV. Part. I. p. 35.

1891. — The lateral eyes of spiders. Zool. Anz. Bd. XIV. S. 264.

1890. E. Korschelt und K. Heider, Lehrbuch der vergl. Entwicklungsgeschichte der wirbellosen Tiere. Zweites Heft. Jena 1890.

1905. P. Lang, Über den Bau der Hydrachnidenaugen. Zool. Jahrb. (Abt. f. Anat.) Bd. XXI. S. 1.

1886. W. Locy, Observations on the development of Agalena naevia. Bull. of the Mus. of Compar. Zool. at Havard College. Vol. XII. No. 3. p. 63.

1887. E. L. Mark, Simple eyes in Arthropods. Bull. of the Mus. of Comp. Zool. at Havard College. Vol. XIII. p. 49.

1905. M. Nowikoff, Über die Augen und Frontalorgane der Branchiopoden. Diese Zeitschr. Bd. LXXIX. S. 432.

1886. W. Patten, Eyes of Molluscs and Arthropods. Mitt. aus der Zool. Stat. Neapel. Bd. VI. S. 542.

1894. Fr. Purcell, Über den Bau des Phalangidenauges. Diese Zeitschr. Bd. LVIII. S. 1.

1900. W. Redikorzew, Untersuchungen über den Bau der Ocellen der Insekten. Diese Zeitschr. Bd. LXVIII. S. 581.

1884. W. Schimkewitsch, Etude sur l'anatomie de l'épeire. Annal. Sc. natur. 6 Série. Zoolog. XVII. p. 94.

1884. — Zur Entwicklungsgeschichte der Araneen. Zool. Anz. Jahrg. 7. Nr. 174.

1906. — Über die Entwicklung von Thelyphonus caudatus, verglichen mit derjenigen einiger andrer Arachniden. Diese Zeitschr. Bd. LXXXI. S. 1.

1907. E. Widmann, Über den feineren Bau der Augen einiger Spinnen. Zool. Anz. Bd. XXXI. Nr. 24.

Erklärung der Abbildungen.

Gemeinsame Bezeichnungen:

alv, Alveolarsäume;
blr, Blutraum;
blz, Blutzelle;
bs, Basalteil der Retinazelle;
bs.e, Durchtrittsstelle des Basalteiles zu den recipierenden Elementen;
cs, Cuticularsaum;
ftz, Fettzelle;
gl, Glaskörper;
glk, Kern der Glaskörperzelle;
glpl, Plasma der Glaskörperzelle;
gls, Secretraum der Glaskörperzelle;
glz, Glaskörperzelle;
hy, Hypodermis;
int, Intercellularraum;
ir, Iris;
L, Linse;
La, Außenlage der Linse;
Li, Innenlage der Linse;
Lm, pigmentierte Mittellage der Linse;
nf, Nervenfaser;
n.m, Hüllmembran des Nervus opticus;
n.o, Nervus opticus;
pig, Pigment;
pig.zw, pigmentiertes Zwischengewebe;
pr.m, präretinale Membran;
pst.m, postretinale Membran;
rec.el, recipierende Elemente;

Digitized by Google

rt, Retina;
rz, Retinazelle;
rzk, Kern der Retinazelle;
rz.pl, Plasma der Retinazelle;
tap, Tapetum;
tpk, Kern des Tapetums;
tps, Tapetumspalt;
tpstr, Tapetumstreifen;
zw, Zwischengewebe;
zwk, Kern des Zwischengewebes;
zw.m, mittlerer oberer Zwischengewebsstreifen;
zw.pa, parallele obere Zwischengewebsstreifen;
zw.pfr, pigmentfreies Zwischengewebe.

Sämtliche Figuren, mit Ausnahme der Schemata, sind mit dem ABBEschen Zeichenapparat entworfen.

Tafel XV.

(Invertierte Augen.)

Fig. 1. *Epeira diademata.* Sagittaler Längsschnitt durch die Anlage des invertierten Auges eines etwa 12 Tage alten Embryos. Die Abbildung zeigt deutlich die Einstülpung des Ectoderms. Kernfärbung nach WEIGERT — Säurefuchsin. Vergr. 300 : 1.

Fig. 2. *Epeira diademata.* Querschnitt durch die Anlagen der beiden invertierten Augen eines etwa 14 Tage alten Embryos. WEIGERT — Säurefuchsin. Vergr. 300 : 1.

Fig. 3. *Epeira diademata.* Sagittaler Längsschnitt durch die Anlage eines convertierten Auges eines etwa 14 Tage alten Embryos. WEIGERT — Säurefuchsin. Etwa 450 : 1.

Fig. 4. *Zilla x-notata.* Sagittaler Längsschnitt durch die Anlage eines convertierten Auges eines etwa 14 Tage alten Embryos. WEIGERT — Säurefuchsin. Etwa 450 : 1.

Fig. 5. *Tegenaria domestica.* Sagittaler Längsschnitt durch ein invertiertes Auge. Etwas schematisiert. Entpigmentiert. WEIGERT — Säurefuchsin. Vergr. 300 : 1.

Fig. 6. *Tegenaria domestica.* Randpartie eines sagittalen Längsschnittes durch das invertierte Auge. Die Grenzen der Iris (*ir.*) sind durch ** bezeichnet. Eisenhämatoxylin. (HEIDENHAIN) — Säurefuchsin. Vergr. 750 : 1.

Fig. 7. *Prosthesima pedestris.* Querschnitt durch die Kernregion des Glaskörpers des invertierten Auges. WEIGERT — Säurefuchsin. Vergr. 600 : 1.

Fig. 8. *Lycosa agricola.* Querschnitt durch die Kernregion des Glaskörpers des invertierten Auges. WEIGERT-BLOCHMANN. Vergr. 300 : 1.

Fig. 9. *Tegenaria domestica.* Zwei Retinazellen aus einem sagittalen Längsschnitt durch das invertierte Auge. Die linke Hälfte ist entpigmentiert wiedergegeben. In Wasser untersucht. Eisenhämatoxylin (BÜTSCHLI). Obj. 2 mm. Ocul. 12. 1500 : 1.

Fig. 10. *Tegenaria domestica.* Querschnitt durch die recipierenden Elemente. Auffallend sind die stark hervortretenden Knotenpunkte (bei *) zwischen dem Plasma der Alveolarsäume (*alv*) und dem undifferenzierten Zellplasma (*rzpl*). Eisenhämatoxylin (BÜTSCHLI). Wasser. Obj. 2 mm. Ocul. 12. 1500 : 1.

Fig. 11. *Prosthesima pedestris.* Querschnitt durch die recipierenden Elemente des invertierten Auges. * Knotenpunkte, wie in Fig. 9. Eisenhämatoxylin (HEIDENHAIN), Wasser. Obj. 2 mm. Ocul. 12. 1500 : 1.

Digitized by Google

Fig. 12. *Lycosa agricola.* Querschnitt durch die recipierenden Elemente des invertierten Auges. Etwas schematisiert. Vergr. etwa 750 : 1.

Fig. 13. *Lycosa agricola.* Querschnitt durch eine Retinazelle des invertierten Auges in der recipierenden Region. * wie bei Fig. 9. Eisenhämatoxylin (Bütschli). Entpigmentiert. Schnittdicke etwa 1,5—2 μ. Obj. 2 mm. Ocul. 18. 2250 : 1.

Fig. 14. *Lycosa agricola.* Längsschnitt durch drei Retinazellen des invertierten Auges. Weigert-Blochmann. Die Grenze zwischen Retinazelle und Nervenfaser ist etwa bei *. Links ist das Pigment weggelassen. Vergr. 300 : 1.

Fig. 15. *Lycosa agricola.* Längsschnitt durch eine Retinazelle des invertierten Auges in der recipierenden Region. Entpigmentiert. Eisenhämatoxylin (Bütschli), Wasser. Obj. 2 mm. Oc. 18. Vergr. 2250 : 1.

Fig. 16. *Lycosa agricola.* Sagittaler Längsschnitt durch den Nervus opticus bei seinem Eintritt in das invertierte Auge. Entpigmentiert. Hämatoxylin-Eosin. Vergr. 300 : 1.

Fig. 17. *Lycosa agricola.* Querschnitt durch einen Teil des Nervus opticus des invertierten Auges. Dahlia. Untersucht in Wasser. Obj. 2 mm. Ocul. 12. Vergr. 1500 : 1.

Fig. 18. *Meta segmentata.* Längsschnitt durch eine einzelne Nervenfaser des Nervus opticus. Eisenhämatoxylin. (Bütschli). Wasser. Schnittdicke etwa 1,5 μ. Obj. 2 mm. Oc. 18. Vergr. 2250 : 1.

Fig. 19. *Lycosa agricola.* Längsschnitt durch den Eintritt der Nervenfaser in eine Retinazelle des invertierten Auges. Die Grenze zwischen dem Plasma der Retinazelle und der Nervenfaser ist etwa bei **. Eisenhämatoxylin. (Bütschli), Wasser. Obj. 2 mm. Oc. 18. Vergr. 2250 : 1.

Tafel XVI.

Convertierte Augen.

Fig. 20. *Tegenaria domestica.* Längsschnitt durch ein Mittelauge der zweiten Augenreihe. (Convertiertes Auge.) Aus einer Serie von Schnitten, die in frontaler Richtung zum Cephalothorax geführt sind. In der rechten Hälfte ist das Pigment weggelassen. Weigert — Säurefuchsin. Vergr. 300 : 1.

Fig. 21. *Tegenaria domestica.* Sagittaler Längsschnitt durch ein Mittelauge der zweiten Augenreihe. (Convertiertes Auge.) Ganz entpigmentiert. Die Grenze zwischen Iris (*ir*) und Glaskörper ist durch * bezeichnet. Vergr. 300 : 1.

Fig. 22. *Amaurobius ferox.* Querschnitt durch ein convertiertes Auge. Die untere Hälfte ist entpigmentiert gezeichnet. Hämatoxylin-Eosin. Vergr. 300 : 1.

Fig. 23. *Amaurobius ferox.* Längsschnitt durch die recipierende Region zweier Retinazellen. (Aus einem sagittalen Längsschnitt durch ein convertiertes Auge.) * wie Fig. 10. Schnittdicke etwa 2 μ. Eisenhämatoxylin. (Heidenhain) Wasser. Obj. 2 mm. Oc. 18. Vergr. 2250 : 1.

Fig. 24. Zwei Schemata zur Veranschaulichung des Verlaufes und der Gestalt der Retinazellen im convertierten Auge der Netzspinnen. *A.* Aus einem frontalen Längsschnitt. *B.* Aus einem sagittalen Längsschnitt. Vergr. etwa 300 : 1.

Fig. 25. *Lycosa agricola.* Sagittaler Längsschnitt durch ein convertiertes Auge der zweiten Augenreihe. Der Schnitt ist absichtlich nicht genau durch die sagittale Medianebene des Auges geführt, weshalb der genau durch die sagittale

Digitized by Google

Medianebene führende mittlere obere Zwischengewebsstreifen nicht getroffen ist. Hämatoxylin (DELAFIELD)-Säurefuchsin. Vergr. etwa 110 : 1.

Fig. 26. *A*. Schema des Verlaufes einer Gruppe von vier Retinazellen aus einem sagittalen Längsschnitte durch das convertierte Auge der 2. Augenreihe einer freilebenden Spinne. *B*. Schema einer Retinazelle aus einem frontalen Längsschnitt desselben Auges. Der Schnitt ist so geführt (vgl. *A*.), daß der Tapetumstreifen (*tpstr*) und der obere quere parallele Zwischengewebsstreifen (*zw.pa*) getroffen ist. *C*. Schema einer Zelle aus demselben Schnitte wie *B*. Der Schnitt ist so geführt, daß (vgl. *A*.) die Retinazelle in ihrer ganzen Ausdehnung getroffen ist.

Fig. 27. *Lycosa agricola*. Sagittaler Längsschnitt, fast genau durch die sagittale Medianebene des Auges geführt. Infolgedessen ist der genau in dieser Richtung verlaufende mittlere Zwischengewebsstreifen (*zw.m*) angeschnitten, so daß an dieser Stelle die meisten Retinazellen in ihrem Verlaufe unterbrochen sind, da sie um diesen Zwischengewebsstreifen in senkrechter Richtung zur dargestellten Ebene herumbiegen müssen. WEIGERT — Säurefuchsin. Vergr. etwa 600 : 1.

Fig. 28. *Lycosa agricola*. Querschnitt durch einen Teil des convertierten Auges in der Region der oberen Zwischengewebsstreifen. WEIGERT-BLOCHMANN. Vergr. 500 : 1.

Fig. 29. *Lycosa agricola*. Querschnitt durch einen Teil eines convertierten Auges in der recipierenden Region. Der Pfeil zeigt die Schnittrichtung des in Fig. 27 dargestellten Längsschnittes an. WEIGERT-BLOCHMANN. Obj. 2 mm Oc. 8. Vergr. 1000 : 1.

Fig. 30. *Lycosa agricola*. Querschnitt durch ein convertiertes Auge in der oberen Basalregion der Retinazellen (*bs*) und der Tapetumstreifen (*tpstr*). WEIGERT — Säurefuchsin. Vergr. 650 : 1.

Fig. 31. Querschnitte durch die recipierenden Elemente *A*. von *Lycosa agricola*. Gefärbt mit Dahlia. Die Alveolarsäume (*alv*) und der Cuticularsaum haben beide die Farbe so stark angenommen, daß es den Anschein erwecken könnte als sei keine Grenze zwischen ihnen. *B*. und *C*. von *Lycrosa agicola*. Gefärbt mit Eisenhämatoxylin (BÜTSCHLI). Erst hier ist die Struktur deutlich. Bei *C*. ist das Plasma (*rzpl*) stark reduziert. *D*. von *Tarentula* sp. Gefärbt mit Eisenhämatoxylin (BÜTSCHLI). Hier ist der Cuticularsaum (*cs*) noch von einer dünnen Plasmalage (*alv*) umgeben. *A*.—*D*. Untersucht in Wasser, Schnittdicke etwa 1,5—2 μ. Obj. 2 mm. Oc. 18. Vergr. 2250 : 1.

Fig. 32. *Lycosa agricola*. Querschnitt durch eine Retinazelle an der Basis der recipierenden Elemente, um den Eintritt des Basalteiles zwischen die recipierenden Elemente (*bs*) zu demonstrieren. In den mit Dahlia gefärbten Präparaten haben sich die recipierenden Elemente so stark tingiert, daß ihre Struktur nur andeutungsweise zu erkennen ist. Untersucht in Wasser. Obj. 2 mm. Oc. 18. Vergr. 2250 : 1.

Fig. 33. *Lycosa agricola*. Längsschnitt durch die recipierende Region zweier Retinazellen des convertierten Auges. Eisenhämatoxylin (BÜTSCHLI), Wasser. Obj. 2 mm. Oc. 18. Vergr. 2250 : 1.

Tafel XVII.

Fig. 34—37. *Epeira diademata*.

Fig. 34. *Epeira diademata*. Längsschnitt durch das Mittelauge der zweiten

Digitized by Google

Augenreihe (convertiertes Auge). In der Iris (*ir*) ist beiderseits das Pigment weggelassen. Weigert — Säurefuchsin. Vergr. 300 : 1.

Fig. 35. *Epeira diademata.* Querschnitt durch das Auge. Der Dimorphismus der Retina tritt deutlich hervor. Weigert — Säurefuchsin. Vergr. etwa 200 : 1.

Fig. 36. *Epeira diademata.* Querschnitt durch die recipierenden Elemente zweier Retinazellen. Aus der der Körpermitte genäherten Augenhälfte. Cuticularsäume fehlen! Eisenhämatoxylin (Heidenhain), Wasser. Obj. 2 mm. Oc. 18. Vergr. 2250 : 1.

Fig. 37. *Epeira diademata.* Retinazellen der Augenhälfte mit rostförmigem Tapetum. Aus einem sagittalen Längsschnitt. Weigert — Säurefuchsin. Vergr. etwa 300 : 1.

Über Mimikry und verwandte Erscheinungen.

Von

E. Zugmayer.

Kaum jemals hat eine wissenschaftliche Theorie so rasch in weitesten Kreisen Fuß gefaßt und ist so populär geworden, wie die seit dem Jahre 1862 aufgestellte Theorie von Bates und Wallace über »Mimikry und andre schützende Ähnlichkeiten bei Tieren«. Sie wurde bei ihrem Auftreten nicht nur von der wissenschaftlichen Welt mit geringen Ausnahmen angenommen, sondern verbreitete sich rascher als dies sonst der Fall zu sein pflegt auf das gebildete Laienpublikum. In diesem letzteren hat sie auch heutigen Tages noch fast unbeschränkte Geltung, von Fachmännern dagegen wurde besonders in den letzten Jahren wiederholt der Versuch gemacht, die Mimikrytheorie entweder ganz abzuschaffen oder wenigstens ihre Gültigkeit bedeutend einzuschränken. Gewiß ist die Theorie der schützenden Nachahmung sehr geeignet, ein Gebiet großer Übertreibungen zu werden, zumal mit ihr oftmals Schutzfärbung und andre Mittel, durch die sich Tiere ihren Verfolgern zu entziehen suchen, zusammengeworfen werden. Gegen derartige Verwechslungen und gegen die übertriebene Bedeutung, die dem mimetischen Schutz gelegentlich zugemessen wird, zu Felde zu ziehen, ist nur gerechtfertigt; verfehlt aber scheint es, die Mimikrytheorie stürzen zu wollen, bevor für die unstreitig vorhandenen Phänomene, die ihr zugeschrieben werden, eine bessere Erklärung vorhanden ist, als die bisherige. Gewiß gilt jede Theorie oder Hypothese nur so lange, als sie nicht durch eine bessere und uns richtiger scheinende ersetzt wird, aber solange man sie nicht ersetzen kann, darf man ihr die Daseinsberechtigung nicht absprechen.

In der Übersetzung der grundlegenden Abhandlungen von Wallace[1]

---

[1] »Mimikry und andre schützende Ähnlichkeiten bei Tieren« und »Beiträge zur Theorie der natürlichen Zuchtwahl«; deutsch von A. B. Meyer, Erlangen 1870.

durch A. B. MEYER wird der Begriff der Mimikry folgendermaßen definiert:

»Die Mimikry ist dasjenige Phänomen der natürlichen Zuchtwahl, daß gewisse Tiere durch ihr Äußeres, d. h. Form und Farbe, oder auch durch gewisse Gewohnheiten derart das Äußere von andern Tieren oder leblosen Objekten, die durch gewisse Eigenschaften vor ihren Feinden geschützt sind, nachahmen, daß sie sich nun selbst dieses Schutzes erfreuen.«

Ganz rückhaltlos kann auch der Verteidiger der Mimikrytheorie diese Definition nicht annehmen; sie bedarf vielmehr einer Erweiterung insofern, als die Mimikry nicht nur dem Schutz vor Feinden dienen, sondern auch Räubern das Erreichen ihrer Beute erleichtern kann; ich würde hier gern von aktiver und passiver Mimikry sprechen, eine Unterscheidung, auf die ich später zurückkommen werde. Ferner müßten unter leblosen Objekten auch Pflanzen verstanden werden, und es ist durchaus nicht nötig, daß das mimetisierende Tier eine Pflanze oder einen Gegenstand nachahmt, der vor seinen Feinden geschützt ist, sondern es genügt, wenn das nachgeahmte Objekt keine Feinde hat; durch diese Konzession wird die Zahl der mit Vorteil nachgeahmten Objekte bedeutend vermehrt.

Gegen die Basierung der Mimikrytheorie auf die natürliche Zuchtwahl wendet DENSO[1] ein, daß die Anfänge einer durch gelegentliche Variation hervorgerufenen Ähnlichkeit notwendig viel zu gering sein mußten, um dem nachahmenden Tier bereits genügenden Schutz vor seinen Feinden zu verschaffen, auf daß sich die schützenden Merkmale durch Kumulation infolge der natürlichen Auslese als tatsächlich wirksam erweisen könnten und folgert daraus (S. 7 l. c.), daß die natürliche Zuchtwahl unmöglich dieses Resultat hervorgebracht haben könne. Der Einwand ist gewiß bis zu einem bestimmten Grad berechtigt, aber stehen wir in Fragen der natürlichen Auslese nicht überall vor diesem schwierigen Punkt? Konnte zum Beispiel der erste kleine Ansatz auf dem Frontalknochen eines hirschartigen Tieres diesem genug Vorteil bieten, um durch Selection vererbt und zum Geweih ausgebildet zu werden? Und doch bleibt uns keine andre Annahme übrig. Was uns also bei andren Fragen als Erklärung dient, muß auch bei der Mimikrytheorie zulässig erscheinen.

Ein andrer Einwurf, der gegen die Mimikrytheorie erhoben wurde, ist der, daß sie zu sehr anthropomorphistisch — besser anthropocen-

[1] P. DENSO, Über Mimikry. Bull. Soc. Lépidopt. Genève, I. 1905.

Digitized by Google

trisch — sei, daß bei weitem nicht erwiesen sei, daß, was uns Menschen einen bestimmten Farbeneindruck erzeuge, denselben auch bei Tieren hervorrufe, und daß möglicherweise die Tiere ganz andre Farbenempfindungen hätten wie der Mensch. Dagegen läßt sich nun freilich nichts einwenden, aber es wird auch schwer fallen, diese Ansicht zu beweisen, und solange dies nicht geschehen ist, können wir mit Ruhe annehmen, daß die Sinneswahrnehmungen der Tiere, wenigstens der Wirbeltiere, bei gleichen Erregern die gleichen seien wie bei uns, daß, wenn sie einen braunen Baum braun sehen, sie auch den darauf sitzenden, für uns gleichfarbigen Käfer ebenfalls gleichfarbig empfinden, und daß ein Bacillus, der uns wie ein Ästchen erscheint, ihnen ebenfalls wie ein Ästchen erscheint. Bezüglich der Geruchsempfindungen ist der Parallelismus allerdings schwieriger, ebenso wie für den nahverwandten Geschmackssinn. Daß jedoch eine Spitzmaus sich vor dem scharfen Geruch eines Carabiden erschreckt zurückzog, konnte ich selbst beobachten, und die Beobachtung DENSOS, daß ein Sperling mit einer der für widerlich riechend geltenden *Cossus*-Raupen zum Nest flog, liefert keinen Beweis, da die Beobachtung nicht bis zum Gefressenwerden der Raupe ausgedehnt wurde. Ebensowenig kann ich das Beispiel gelten lassen, das STICHEL[1] und nach ihm v. AIGNER-ABAFI[2] erwähnt und das eine Beobachtung FRUHSTORFERS erzählt. FRUHSTORFER warf in Java einige Schmetterlinge den Hühnern vor, und darunter befanden sich auch Exemplare der Gattung *Euploea*, die als ein Beispiel für Schutz durch schlechten Geschmack, verbunden mit Warnfarbe, gilt. Die Hühner pickten die Schmetterlinge wahllos auf und ließen die Euploen erst fallen, als sie den schlechten Geschmack empfanden. Daraus folgert v. AIGNER, daß »das Kleid des Schmetterlings ihn nicht vor dem Angriffe schützt. Wird er dabei für gut und genießbar befunden, so hilft keine Schutzfarbe« (l. c.). Das Beispiel scheint mir nicht stichhaltig; zunächst sind Hühner als mehr oder weniger domestizierte Tiere keine geeigneten Objekte für solche Versuche, und dann ließen sie ja die Euploen wieder fallen, wahrscheinlich ohne sie getötet zu haben. Ganz gewiß muß sich der insectivore Vogel hauptsächlich durch Erfahrung von dem schlechten Geschmack bestimmter Insekten überzeugen, obzwar es bei nesthockenden Vögeln wahrscheinlich ist, daß sie hauptsächlich diejenigen Insekten verfolgen, die ihnen gewissermaßen bereits durch ihre Eltern empfohlen sind.

[1] STICHEL, Berl. Ent. Zeitschr. Bd. XLV. 1900. S. 52 u. 53.

[2] L. v. AIGNER-ABAFI, Über Mimikry. Allg. Zeitschr. für Entom. Bd. VII. 1902.

Jedenfalls aber wird sich der Vogel bald merken, welche Insekten übel schmecken, und wenn er diese nicht mehr verfolgt, wird er ebenso diejenigen verschonen, die den derart geschützten ähnlich sind; v. AIGNER nennt es selbst eine Tatsache, daß Hühner die Euploen und Danaiden verschmähen, und hätte FRUHSTORFER die erwähnten Hühner regelmäßig mit Schmetterlingen gefüttert, so würde er bestimmt beobachtet haben, daß sie zu unterscheiden lernen und nicht einmal mehr einen Versuch machen, die übelschmeckenden Formen aufzupicken. Solange der Feind unbefangen ist, wird er wahllos alles aufnehmen, was sich ihm bietet, das Widerliche jedoch wieder fallen lassen und sich merken; ist dergestalt erst Erfahrung vorhanden, so wird auch für die mimetisierende Form ein klarer Vorteil entstehen, ebenso wie ein solcher dadurch gegeben ist, daß die widerlich schmeckende Form sich durch lebhafte — Trutzfarben — bemerkbar macht.

Hier stehen sich allerdings, wie auch DENSO bemerkt, zwei Ansichten diametral gegenüber; die eine, die behauptet, daß ein Vorteil durch Farbenmimikry erreicht werden könne und eine andre, die gerade in auffälligen Farben ein Schutzmittel sieht; gegen die erstere wird nicht viel einzuwenden sein; daß ein Tier, das in der Färbung mit seiner Umgebung übereinstimmt, sich eines Vorteiles erfreut, ist klar; schwieriger ist es, Trutzfarben überhaupt zu erklären, und insbesondere mimetische Trutzfarben; die mimetische Nachahmung andrer Tiere ist ja wohl der schwächste Punkt der Mimikrylehre und auch nur ein Teil derselben, obgleich der Teil, durch den ihre Autoren zuerst auf die ganze Lehre aufmerksam gemacht wurden. Trotzdem wird man auch in diesem Punkt mit den Anhängern der Mimikryhyothese übereinstimmen müssen, wenn man beispielsweise den Fall von *Papilio merope* betrachtet, über den u. a. REY[1] berichtet. Bei dieser Form, die besonders auf Madagaskar und in Afrika verbreitet ist, findet sich ein auffallender Dimorphismus zwischen ♂ und ♀; am geringsten ist dieser in Madagaskar, in verschiedenen Teilen Afrikas dagegen sehr groß; während die Männchen aller Verbreitungsbezirke ziemlich uniform gefärbt sind, sind die Weibchen überall anders gefärbt und regelmäßig auffallend ähnlich mit geschützten Formen der Gattungen *Danais* und *Amauris*. Unter diesen Umständen ist es schwer eine andre Erklärung für dieses Phänomen zu finden, als eben mimetische Nachahmung einer durch Ekelgeschmack geschützten Form.

---

[1] Nach E. HAASE, Untersuchungen über Mimikry. Berliner Ent. Zeitschr. Bd. XLV. 1900.

Ein ähnliches Beispiel ist *Sesia*, von der gesagt wird, daß sie durch Nachahmung von Wespen geschützt sei; hier wendet v. Aigner l. c. ein, daß diese Nachahmung nichts nütze, da Wespen auch Feinde hätten, die sie trotz ihres Stachels verzehrten. Gewiß ist kein Tier durch seine Schutz- oder Trutzwaffe jeder Verfolgung entzogen; speziell bei Wespen jedoch ist es bekannt, daß sie von Kreuzspinnen, die sonst jede Fliege sofort töten und einwickeln, absichtlich durch Zerbeißen der Netzfäden befreit werden, wenn sie sich in das Netz verstricken. Jedenfalls ist die Spinne durch große Ähnlichkeit mit einer Wespe zu täuschen und wird auch der mimetisierenden Form die Freiheit wiedergeben. Bezüglich *Sesia* fügt v. Aigner hinzu: »Übrigens ist die angebliche Nachahmung in diesem Fall auch sonst unwahrscheinlich, weil von den Sesien, ihrer Lebensweise zufolge, mit Sicherheit angenommen werden kann, daß sie ihre Gestalt und Färbung seit ihrer Entstehung nicht veränderten.« Dies will nicht recht einleuchten; einen Zeitpunkt der Entstehung des Genus *Sesia* kann man füglich nicht annehmen, denn bis zum Erreichen ihres heutigen Aussehens haben sie wohl eine ganze Reihe von Stadien durchgemacht, in denen sie anders gestaltet und gefärbt waren wie heutigentags, und wenn die Ähnlichkeit mit Wespen einen Vorteil bot, so kann die weitere Ausbildung der Sesien auch in dieser Richtung erfolgt sein. Hierbei ist es auch nicht einmal nötig, die nachgeahmten Hymenopteren als phylogenetisch älter aufzufassen, als die nachahmenden Lepidopteren, obgleich es in diesem Fall so ist. Die Lage kann sehr gut so gedacht werden, daß bei zwei phylogenetisch gleichaltrigen Gruppen die eine die andre zu imitieren beginnt; es kann sogar die phylogenetisch ältere Form, nachdem sie lange Zeit ohne mimetischen Schutz existiert hat, damit beginnen, eine neuauftauchende, stammesgeschichtlich jüngere Form zu imitieren, die sich aus irgend einem Grund als vor ihren Feinden besser geschützt erweist. Wenn man diese Möglichkeit leugnen wollte, müßte man auch behaupten, daß von Tieren imitierte Pflanzen stets stammesgeschichtlich älter sein müßten als die betreffenden Tiere. Deshalb fällt es mir auch schwer, mit Werner[1] übereinzustimmen, wenn er betont, daß die Boiden und Aglyphen älter seien als die giftigen Schlangen und in dieser Tatsache eine Schwierigkeit sieht, insofern, als die älteren giftlosen Schlangen nicht leicht die jüngeren giftigen mimetisch hätten nachahmen können. Was im übrigen Werners

---

[1] F. Werner, Das Ende der Mimikryhypothese. Biol. Centralblatt. Bd. XXVII. 1907. Nr. 6.

Ausführungen über die Fragwürdigkeit der Beispiele von Schlangenmimikry anbelangt, so sind sie allerdings so überzeugend, daß sich wenig oder nichts dagegen erwidern läßt. Immerhin scheint es mir nicht ganz richtig, daß Schlangen überall gleichmäßig von Wilden und Gebildeten erschlagen werden; im Gegenteil ist die Angst vor ihnen meist größer als die Mordlust oder der Mut und in gewissem Sinn sind alle Schlangen wenigstens vor dem Menschen einigermaßen durch die Tatsache geschützt, daß es überhaupt giftige Schlangen gibt, und daß dem Laien jede Schlange von vornherein als verdächtig erscheint. Nimmt man aber an, daß der Mensch giftige Schlangen tötet, ungiftige jedoch verschont, so käme man zu dem merkwürdigen Schluß, daß die mimetische Nachahmung einer Giftschlange der mimetisierenden Form sogar verderblich werden müßte. Anderseits braucht man aber nur die ebenso unbegründete wie heftige Angst zu betrachten, die die Ungebildeten der meisten Nationen vor Eidechsen haben, um zu sehen, daß die unbedingte Furcht vor einem Tier seitens der Menschen sehr zu dessen Schutz beiträgt. Und da vollends Naturvölker zwar alle Schlangen fürchten werden, die wirklich giftigen jedoch aus Erfahrung kennen und besonders meiden, würde mit Rücksicht auf den Menschen für die imitierende Schlange ein Vorteil in ihrer Mimikry liegen.

Nun ist es freilich schwer auszudenken, daß irgend eine Form der Mimikry erst durch die Verfolgung seitens des Menschen entstanden sei, obgleich auch dies nicht ganz unmöglich ist; wir kennen eine Reihe von Tieren, besonders Parasiten, die ihre heutige Ausbildung offenbar erst seit dem Bestehen des Menschengeschlechtes erlangt haben und die also in relativ kurzer Zeit bedeutende Veränderungen durchgemacht haben; so wäre es auch nicht ausgeschlossen, daß auch Mimikry in Gestalt der Nachahmung eines vor dem Menschen mehr oder weniger sicheren Tieres erst seit dem Auftreten des Menschen entstanden sei. Sicher aber gibt es Mimikry in Gegenden, die von Menschen nie betreten wurden, und sicher hat es Mimikry lange vor den ersten Menschen gegeben; nur diese zu täuschen kann also unmöglich ihre Funktion sein. Von Affen jedoch wird berichtet, daß sie giftige und giftlose Schlangen zu unterscheiden vermögen und dementsprechend vor einer mimetischen Form in gleicher Weise die Flucht ergreifen, wie vor einer wirklich gefährlichen. Und so werden sich wohl auch Tiergruppen, die zu Schlangen in einem Nahrungsverhältnis stehen, durch mimetische Formen abschrecken lassen, obzwar mir ein Beispiel dafür nicht bekannt ist.

Bezüglich der turkestanischen Arten von *Phrynocephalus*, speziell

Digitized by Google

Ph. interscapularis und *helioscopus*, habe ich bereits einmal[1] eine Beobachtung erwähnt, die ich, wenngleich mit Zweifeln, mit Mimikry in Zusammenhang brachte, insofern nämlich, als die roten, blau umränderten Flecken auf dem Rücken dieser Tiere als mimetische Nachahmungen von Häufchen Vogelkot gedacht seien. Es ist sicher weit gegangen, wenn man mimetische Imitationen auf Dejekte ausdehnen will, und ich würde das Beispiel nicht wieder erwähnen, wenn ich nicht ein ähnliches seither erfahren hätte. Sehr oft findet man im Wald die Blätter von Bäumen und Sträuchern mit weißlichen Flecken bedeckt, den Darmdejekten von Vögeln, die über den Blättern saßen. Solchen Flecken sind gewisse Mikrolepidopteren in der Ruhelage außerordentlich ähnlich, besonders da sie sehr flach sind und nur wenig über die Ebene des Blattes hervorragen. Dem menschlichen Sammler oder Beobachter allerdings wird auf größere Entfernung der hellfarbige Fleck auffallen und ihn näherlocken, da er wie ein auf dem Blatt sitzender kleiner Schmetterling aussieht; hier also kann von Mimikry nicht die Rede sein, vielmehr es ist nicht der Mensch, der derart getäuscht werden soll. Vögel jedoch müssen in jenen weißen Flecken, die sie ja selbst hervorrufen, ein alltägliches Ding sehen und schenken ihnen vermutlich keinerlei besondere Aufmerksamkeit; durch die Ähnlichkeit mit diesen Kotfleckchen erscheinen also die kleinen Lepidopteren vor den Verfolgungen von seiten der Vögel geschützt.

Daß die Nachahmung von organischem Detritus nicht eine allzu abenteuerliche Idee ist, zeigen verschiedene Blattheuschrecken und Schmetterlinge, die nicht nur frische Blätter imitieren, sondern auch solche, die bereits verwelkt, braun, durchlöchert und ausgefasert sind (*Pterochroza*, *Aenea* usw.). Und wem derartige Schutzmittel als zu kompliziert erscheinen, um glaubwürdig zu sein, der denke nur an das Rebhuhn, das den Verfolger von seinem Nest abzieht, indem es vorgibt, flügellahm zu sein und dem Feind derart eine bessere Beute in Aussicht stellt. Der Fall kann zwar nicht unter dem Titel Mimikry eingereiht werden, aber er zeigt, wie reichhaltig der Vorrat an Mitteln ist, die in der Tierwelt zum Schutz angewendet werden.

Dies bringt mich auf die Frage, ob den durch Farben- oder andre Mimikry bevorteilten Tieren dieser Vorteil bewußt sei und ob sie die ihrer Färbung oder Gestalt entsprechende Umgebung mit Überlegung nicht verlassen, beziehungsweise wieder aufsuchen. Inwieweit wir Bewußtsein, Erinnerungsvermögen und überlegte Handlungen im Tierreich

[1] E. ZUGMAYER, Beitr. z. Herpetologie von Vorderasien. Zool. Jahrb. Syst. Bd. XXIII, 1906.

annehmen dürfen, kann hier zu erörtern nicht meine Sache sein, und es ist auch gar nicht nötig, den mimetisierenden Tieren Überlegung zuzuschreiben; insbesondere meine ich hier die durch Schutzfärbung ausgezeichneten; in einer mit seiner Farbe stark kontrastierenden Umgebung wird das Tier leichter erkennbar sein, und nach dem Gesetz des Überlebens des Geeignetsten werden die Formen, die sich in ein andres Milieu begeben, als das, dem sie angepaßt sind, bald verschwinden. Doch erwähnt VOSSELER[1] bezüglich einiger nordafrikanischer Acridier, daß sie, die an ihre Umgebung meisterhaft angepaßt sind, denselben eng umgrenzten Platz wieder aufsuchen, wenn sie davon vertrieben werden. Derselbe Autor nennt das Beispiel von *Eremobia*, die so sehr auf ihre Anpassung vertraut, daß sie mit dem Fuß angestoßen werden kann, bevor sie die Flucht ergreift. WERNER dagegen betont, daß gerade das Vertrauen auf die Anpassung gering sei, und daß ihm vielfach Flucht oder Herabfallenlassen vorgezogen wird, mit Ausnahme einiger namentlich aufgeführter Gruppen. Hasen, Kaninchen, Hühner und auch Enten bleiben in der Tat in ihren Bodenmulden beim Herannahen des Jägers so lange still liegen, bis die unmittelbare Gefahr des Zertretenwerdens sie in die Flucht treibt. Dasselbe läßt sich aber auch von Heuschrecken, Eidechsen und andern sagen, und dazu kommt, daß der Verfolger eben nur die Tiere entdeckt, die erschreckt die Flucht ergreifen, während die zweifellos weit zahlreicheren, die ruhig sitzen bleiben, einfach nicht bemerkt werden. Sowie sich das Tier entdeckt glaubt oder weiß, oder sowie es wahrnimmt, daß der Verfolger speziell ihm als Individuum nachstellt, wird die Flucht zum besten Schutzmittel, aber darin eben liegt der Vorteil der mimetischen Anpassung, daß die betreffende Form überhaupt nicht Gegenstand der Verfolgung wird. Es kann auch nicht als Beweis dagegen gelten, wenn gut angepaßte Formen trotzdem ihren Feinden zum Opfer fallen. Das Beispiel der schutzgefärbten Heuschrecken in Vogelmagen beweist nur, daß die Anpassung keinen absoluten Schutz gewährt; einen solchen bietet überhaupt kein Mittel. In diesem von WERNER zitierten Fall ist das massenhafte Auftreten der Heuschrecken an sich schon ein Mittel zur Erhaltung der Art, und dazu kommt noch die Schutzfärbung, die allerdings nicht alle Vertreter der Art zu retten vermag. Man kann sich kein Tier denken, das trotz der besten Anpassung geschützt wäre, wenn es in Schwärmen auftritt; mit einem Vergleich: Ein Heer von in Khaki gekleideten Soldaten wird immer auffallen, der einzelne Mann jedoch oder kleine Abteilungen werden unbemerkt bleiben.

[1] R. VOSSELER, Zool. Jahrb. Syst. Bd. XVII. 1903.

Digitized by Google

Sehr charakteristisch ist das Verhalten der Eidechsen der Gattung *Phrynocephalus*, die ich unzählige Male zu beobachten Gelegenheit hatte. Diese sind stets in vollendeter Weise ihrer Umgebung angepaßt, gleichgültig, ob sie im Sand der Wüste leben oder auf einer Halde aus Detritus der verschiedensten Gesteine. Ich habe in Tibet wiederholt Phrynocephali gefangen, die ganz unwahrscheinlich prächtig gefärbt waren. Ich führe die Beschreibung an, die ich an Ort und Stelle von den Farben eines frisch gefangenen Tieres in mein Notizbuch schrieb: »Oberseite mit tiefschwarzer Zeichnung auf zart blaugrünem Grund, Kopf ziegelrot, ebenso Augenlider, Nasenlöcher und Kieferspitzen; Flanken graugrün, Kieferränder abwechselnd blau, gelbgrün und ziegelrot; Schwanzende tiefschwarz. Flecken auf Kehle und Bauch tiefschwarz, Unterseite im übrigen fleischfarbig.« Jedenfalls ist dies eine ziemlich prunkvolle Färbung, aber trotzdem war dieser *Phrynocephalus* ebenso wie zahlreiche andre, die ich erbeutete, so vollendet an die Farbe der Umgebung angepaßt, die aus Grus granitischer Gesteine bestand, daß ich die Tiere auf eine Entfernung von 2 Metern nicht mehr wahrnehmen konnte, trotzdem ich sie eine Sekunde vorher noch hatte laufen sehen und trotzdem ich wußte, daß die Eidechse in nächster Nähe sitzen müsse. Erst unmittelbar vor meinem Fuß ergriff sie wieder die Flucht, um nach wenigen Metern wieder still sitzen zu bleiben. Hier ist das Vertrauen auf die Schutzfarbe außerordentlich und sehr berechtigt. Die Phrynocephali der sandigen Ebene wenden genau dasselbe Verfahren an; sie laufen, wenn man sie aufscheucht, einige Metèr und bleiben dann stehen, bis man wieder auf nahezu Greifdistanz herangekommen ist; trotzdem die Gestalt eines aufrecht stehenden Menschen ihnen jedenfalls große Furcht einflößt, bleiben sie geradezu in seinem Schatten liegen und vertrauen ihrer Färbung mehr als ihrer Schnellfüßigkeit. Außerdem aber haben sie eine Gewohnheit die ich, wenngleich nur mit starkem Zweifel, als ein Beispiel von Mimikry nach einem Skorpion anführen möchte. Nähert man sich einem stillsitzenden *Phrynocephalus*, den man durch einen günstigen Beleuchtungseffekt wahrgenommen hat, so verharrt er zunächst regungslos; kommt man ihm näher, so biegt er den Schwanz nach rückwärts in die Höhe und bewegt ihn heftig hin und her; erst im Moment des Erhaschtwerdens will er die Flucht ergreifen. Dieses Verhalten ist sehr auffallend; die Schwanzbewegungen gleichen genau denen, die ein aufgestörter Skorpion ausführt und durch die Ringelung des Schwanzes, die an Segmentation erinnert, sowie durch die dunkel abgesetzte Schwanzspitze wird die Ähnlichkeit noch größer. Das Hochheben des Schwanzes

kann dem Tier keinen sonstigen ersichtlichen Vorteil bieten, denn auf der Flucht wird der Schwanz nachgeschleppt und das Hochheben kann also nicht als Sprungbereitschaft gelten. Die Eingeborenen glauben fest daran, daß die kleine Eidechse mit der Schwanzspitze giftige Stiche versetzen kann und fürchten sie deshalb sehr; mir erzählte ein sonst sehr glaubwürdiger und gebildeter Turkestaner sogar, daß ein Knabe seiner Bekanntschaft an einem solchen Stich gestorben sei! Die Hauptfeinde der Phrynocephali in der Ebene sind Igel und Wiesel; von ersterem ist mir allerdings nicht bekannt, wie er sich Skorpionen gegenüber verhält, die letzteren dagegen werden möglicherweise durch die mimetische Nachahmung in Furcht gehalten. Was mich besonders veranlaßt, den Fall anzuführen, ist, daß die Phrynocephali der tibetanischen Hochebene die so charakteristischen Schwanzschwingungen nicht ausführen; nur einmal, und zwar unmittelbar an der Grenze zwischen Turkestan und Tibet, habe ich einen *Phrynocephalus* in dieser Stellung gesehen, sonst in Tibet nicht wieder, obgleich ich dort Hunderte von ihnen beobachtete oder fing[1]. In Kaschmir jedoch zeigen sie wieder diese eigentümliche Gewohnheit, und hier finden sich auch wieder die Skorpione, die in Tibet fehlen, ebenso wie der Aberglaube der Bevölkerung hier wieder auftaucht. Die Feinde der Phrynocephali in Tibet sind lediglich Corviden und kleinere Raubvögel wie *Buteo*, *Tinnunculus*, *Circus* u. a. Vor diesen, die während des Fluges nach Beute ausspähen, schützt sich die kleine Echse durch die Schutzfarbe besser als durch jedes andre Mittel, wenngleich sie trotzdem ihren Verfolgern oft genug zum Opfer fällt; aber ein vollständiger Schutz kann durch nichts erreicht werden.

Daß vielfach, wie bei Hühnervögeln, ferner bei Eidechsen und Schmetterlingen das Weibchen bedeutend besser schutzgefärbt ist als das Männchen, oder daß das Weibchen geschützte Formen nachahmt, wie bei *Papilio merope*, *Hypolimnas misippus* u. a., bei denen das Männchen keinerlei besonderen Schutz hat, hängt mit dem Brutgeschäft zusammen, bzw. mit der größeren Wichtigkeit des eiertragenden Weibchens für die Erhaltung der Art und ist nicht verwunderlich. Bei Schmetterlingen lebt oft das Männchen nur ganz kurze Zeit — vgl. besonders *Bombyx mori* — und erfüllt seine Fortpflanzungsfunktion kurz nach dem Ausschlüpfen; das Weibchen dagegen lebt länger, ist mehr Gefahren ausgesetzt und entsprechend besser geschützt. Besonders

[1] Die tibetanische Form ist *Ph. Theobaldi*; auch die hier erwähnte Ausnahme gehörte zu dieser Art.

Digitized by Google

einleuchtend ist dies, wenn die Eier bebrütet werden, oder wenn, wie bei Eidechsen, die Weibchen kurz vor der Eiablage schwer beweglich sind. Das Männchen, das nie durch ähnliche Funktionen in seiner Beweglichkeit gehemmt ist, bedarf keines besonderen Schutzes durch Mimikry oder Schutzfärbung; ihm ist seine Schnellfüßigkeit ein solcher Vorteil, daß es sogar durch besonders lebhafte Farben ausgezeichnet sein kann, ohne dadurch zu sehr gefährdet zu sein; anderseits dürfte die Prachtfärbung von selectiver Bedeutung für die Erhaltung der Art sein, wenngleich die eigentlichen Hochzeitskleider wohl nur auf den Überschuß von Säften hinweisen, der zu jener Zeit besteht, und nur indirekt selective Bedeutung haben, indem sie auf ein vollkräftiges Individuum schließen lassen.

Diese Prachtkleider zur Paarungszeit werden sich schwerlich durch Farbenphotographie erklären lassen, die von manchen Autoren, z. B. Vosseler und Denso, zur Deutung von Schutz- und mimetischen Farben herangezogen wird. Vosseler führt aus, daß bei schutzgefärbten Orthopteren die letzte Häutung bei Tag stattfindet, wenn die stärksten chemisch wirksamen Sonnenstrahlen herrschen, und daß die Schutzfärbung dadurch zur höchsten Ausbildung gebracht wird, daß auch bei eng begrenzten Distrikten jedes Individuum bei der betreffenden Häutung den Farbenton seiner Umgebung annimmt, und daß es daher in derselben Art zahlreiche verschieden gefärbte Individuen geben kann und gibt, die jedes die Farbe der Stelle tragen, auf der sie sich endgültig gehäutet haben. Daß die Farbe der Umgebung, bzw. die der Belichtung, auf die Farbe des entstehenden oder metamorphosierenden Tieres einwirkt, kann kaum bezweifelt werden und ist experimentell wiederholt bewiesen (Standfuss u. a.). Auch in der Natur mag der Farbenton der Umgebung auf gewisse Tiere korrespondent färbend wirken, aber wohl nur dann, wenn ein einheitlicher Ton oder wenigstens ein vorherrschender vorhanden ist und wenn die Färbung des Tieres nicht bereits embryonal vorgebildet ist. Nicht anwenden läßt sich die farbenphotographische Theorie auf Tiere, die vielfarbig und dabei doch gut angepaßt sind, und auf solche, die ihre Färbung im Laufe des Wachstums ändern. Der photographische Gesamteindruck einer aus den verschiedensten Farben zusammengesetzten Umgebung muß notwendig weiß oder mattgrau sein, das so gefärbte Tier würde sich aber dann sehr vom Boden abheben; dagegen ist es, wie die oben erwähnten Phrynocephali, vorzüglich angepaßt, wenn es ebenso bunt gesprenkelt und gefleckt ist, wie der Boden, auf dem es lebt; dazu kommt, daß bei Reptilien schon vor jeder Häutung die neue Haut mit

allen ihren Farbeneigentümlichkeiten unter der alten, erst abzustreifenden, bereits vorgebildet ist, bevor sie dem Licht ausgesetzt war, und daß bei ovoviviparen sowie viviparen Formen ebenfalls die Färbung bereits ausgebildet ist, bevor das Individuum dem Licht ausgesetzt wird. Bei gefiederten und haartragenden Tieren vollends, bei denen die charakteristische Färbung nicht in der Haut liegt, sondern oft nur auf der äußeren Seite der Federn oder in den distalen Enden der Haare, kann Farbenphotographie nicht angenommen werden, wenn auch das bleibende Kleid oft erst nach der ersten Jugend ausgefärbt wird. Es wäre naheliegend, die weiße Winterfärbung mancher Säugetiere und Vögel durch Farbenphotographie zu erklären, beziehungsweise durch zeitgemäße Annahme der Farbe der schneebedeckten Umgebung durch gewisse Prozesse im Individuum, oder aber durch eine periodische Herabsetzung des Stoffwechsels im Winter. Der letzteren Annahme widerspricht aber, daß es ständig weiß gefärbte Tiere gibt (Eisbär u. a.), bei denen solche Perioden infolge des Wohngebietes ausgeschlossen sind. Eine chemische Anpassung des Individuums wird dadurch widerlegt, daß z. B. Hermeline und Schneehühner sich oft weiß verfärben, lange bevor die ersten Schneefälle eintreten, und daß gefangene Stücke trotz des Mangels an Kälte und weißer Umgebung ihr Winterkleid erhalten, und zwar nicht durch allmähliches Verblassen, sondern durch fleckenweise Färbung durch neue Haare. Ebenso geht die Umfärbung im Frühling vor sich, und eine Zeitlang sind die Tiere braun und weiß gefleckt. Einer chemischen Einwirkung widerspricht auch das Schwarzbleiben der Schwanzspitze beim Hermelin, ebenso einer periodischen Senilität, da sonst das distalste Endchen zuerst bleichen müßte. Gerade der vorübergehende Nachteil, der für die umfärbenden Formen dadurch entsteht, daß sie oft schon vor dem ersten Schnee weiß werden, anderseits auch nach starken Schneefällen noch dunkel sind, beweist, daß wir es hier weder mit einer teleologischen Zweckmäßigkeit zu tun haben, noch mit einer individuellen chemischen Beeinflussung durch die Umgebung, sondern daß es sich hier nur um eine durch Selection Generationen lang gestärkte und vererbte Eigenschaft handelt.

Mag Farbenphotographie auch bei manchen Tiergruppen als Faktor dienen, der eine mimetische oder Schutzfärbung hervorruft — besonders letztere — so kann man sie doch unmöglich zur Erklärung aller derartigen Phänomene heranziehen. Aber selbst dort, wo sie gültig ist, muß sie nicht im strengen Widerspruch zur selectiven Auffassung stehen und ebensowenig wird dieser letzteren ein empfindlicher Stoß

Digitized by Google

versetzt, wenn man wie ENTZ[1] (zitiert bei WERNER l. c.) die Schutzfärbung als ein Nebenprodukt des Stoffwechsels betrachtet. Auf irgend eine Weise muß der Organismus die Farbe — oder deren Fehlen — hervorbringen, und ein Produkt des Stoffwechsels ist sie selbstverständlich. Nehmen wir an, daß bei Tieren, die die Farbe der Umgebung auf sich photographieren, diese Fähigkeit bei einigen mehr ausgebildet ist, wie bei andern, so haben wir schon eine nutzbringende Eigenschaft, die durch Selection verstärkt und vererbt werden kann. Und wenn die Farbstoffe, die die Schutzfärbung bewirken, ursprünglich nur ein Nebenprodukt des Stoffwechsels waren, so waren sie der betreffenden Form jedenfalls von solchem Vorteil, daß sie ebenfalls selectiv vererbt wurden und an Wichtigkeit ständig zunahmen. Ähnliches wäre der Fall bei manchen Drüsen, die ein riechendes Secret ausscheiden. Ursprünglich nebensächlich, hat sich das Secret zu einer Substanz ausgebildet, die bei vielen Tieren besonders für das geschlechtliche Leben wichtig ist, und die Drüsen sind zu einem konstant vererbten Charakteristikum geworden.

Keinesfalls aber kann Farbenphotographie oder eine verwandte Auslegung zur Erklärung von Mimikry der Form, der Bewegung (WERNER) und der Gewohnheit verwendet werden. Die mimetischen Nachahmungen bestimmter Gegenstände der Form nach, die Imitationen von Ästchen, Blättern usw. sind zu augenfällig, als daß sie anders wie durch Selection zu erklären wären, und auch zu bekannt, als daß darauf näher eingegangen werden müßte. Daß der Tierwelt individuelle Farbenanpassungen zur Verfügung stehen, für deren Erklärung man keine Photographie braucht, zeigen die durch Chromatophoren bedingten, mehr oder weniger willkürlichen Verfärbungen von *Chamaeleo*, *Hyla*, Pleuronectiden, *Octopus* usw. Durch nichts als durch Selection läßt sich auch meiner Ansicht nach die Erscheinung erklären, daß manche Tiere mimetische Ähnlichkeiten im aktiven Sinn gebrauchen, also um ihre Beute leichter zu erlangen, wie *Lophius*, der mit seinen algenartigen Kieferanhängen und den in kleine Läppchen endigenden Fühlern Würmer oder ähnliche Tierchen vortäuscht, die über Algen schwimmen, oder *Octopus*, der aus einer Höhle heraus die Enden seiner Fangarme hin und her spielen läßt, um durch Vortäuschung von Würmern seine Beute, Fische, zu ködern. Der Einsiedlerkrebs, der regelmäßig auf seiner Schneckenschale die Actinie *Adamsia palliata* trägt und diese beim Umzug in eine neue Schale mit sich

[1] Die in einer magyarischen Zeitschrift erschienene Arbeit ist mir nicht bekannt.

nimmt, wodurch er seinem Gehäuse den Anschein gibt, als sei es unbewohnt und sich daher wirksam schützt, kann ebenfalls nur durch Annahme einer durch Selection großgezogenen Gewohnheit verstanden werden. Ein weiteres schlagendes Beispiel ist der Algenfisch (*Phyllopteryx eques* u. a.), der mit zahlreichen, ganz wie die Algen, zwischen denen er lebt, geformten Anhängen versehen ist; trotzdem er sich infolgedessen zwischen den Pflanzen nur behindert bewegen kann, bietet ihm seine Mimikry offenbar mehr Schutz als es durch große Geschwindigkeit oder andre Mittel erreicht werden könnte.

Selbst die Schutzfärbung großer Säugetiere verdient meines Erachtens noch mehr Würdigung als z. B. WERNER ihr zugestehen will. WERNER zitiert u. a. das Buch von SCHILLINGS »Mit Blitzlicht und Büchse« und bemerkt, daß die dort als Beispiele von Mimikry — besser Schutzfärbung — gebrachten Bilder ihren Zweck verfehlen, da die Tiere auf ihnen sehr wohl sichtbar sind. Hierzu muß aber bemerkt werden, daß gerade die Blitzlichtaufnahme — eine andre liegt nicht vor und war auch undurchführbar — die Unterschiede zwischen Licht und Schatten, zwischen hellen und dunklen Farben, ungemein grell gestaltet, greller als heller Sonnenschein. Nun jagen aber die großen Raubtiere der Tropen bei Nacht und haben als Licht nur den Mond oder die Sterne. Bei einer solchen ungewissen Beleuchtung werden sowohl der fahl gefärbte Löwe, als auch die gefleckten oder gestreiften Raubkatzen im Dickicht oder Röhricht viel weniger sichtbar sein, wie schwarze oder gar hell gefärbte Tiere, und anderseits werden auch die Beutetiere durch ihre Erdfarbe geschützt erscheinen. Dem Geruchssinn darf hierbei keine übertriebene Wichtigkeit zugemessen werden. Er lehrt das Raubtier nur, daß Beute vorhanden ist, und bringt ihm oft genug die Witterung einer ganzen Herde oder eines verstreut weidenden Rudels. Wo das einzelne Beutetier sich befindet und wie weit, wird immer dem Auge zur Aufgabe gelassen werden, und wenn der Geruch auch anzeigt, daß das verfolgte Objekt nahe sein muß, wird es doch unentdeckt bleiben, wenn seine Farbe es schützt.

Keine andre Theorie vermag die zweifellos vorhandenen Erscheinungen der Mimikry und Schutzfärbung zu erklären, außer der alten, auf Selection gegründeten. Jede, die es vermag, wird willkommen sein, aber bis auf weiteres wird man wohl an der Auslegung von WALLACE und BATES festhalten müssen.

Wien, im Oktober 1907.

Digitized by Google

Zur Kenntnis der Dorsalflosse bei „Motella tricirrata".

Von

S. Bogoljubsky,

Stud. rer. Nat. der Universität Moskau.

Mit Tafel XVIII.

Motella tricirrata besitzt zwei Dorsalflossen: eine hintere, die nach dem Typus der gewöhnlichen unpaarigen Flosse der Teleostei gebaut ist und eine vordere, welche nur ihrer Stellung nach Flosse genannt werden kann.

Die letztere befindet sich $^1/_2$ cm weit vom Kopf und endet 1 cm vor der Aboralflosse, welche sich bis zur Caudalflosse hinzieht. Meine Beschreibung soll sich nur auf die vordere (Oralflosse) beschränken.

Sie steht in einer zwischen den stark entwickelten Seitenmyomeren liegenden Furche, die in Form von Wällen ihren unteren Teil verdecken; bei toten Tieren mit zusammengefalteter Flosse ist sogar die ganze Flosse unbemerkbar. Ihre Strahlen sind nicht gleich; der erste ist länger und dicker als die übrigen. Bei lebenden Tieren ist ihre Lage eine zur Achse des Fisches perpendikuläre oder etwas nach hinten geneigte und ist sie gut sichtbar, besonders der fast unbewegliche vordere Strahl. Vorerst fällt die wellenartige Bewegung der Flosse ins Auge. Diese Bewegung ist fast ununterbrochen; beim gesunden Fisch wird dieselbe nur selten, durchaus nicht periodisch, für einige Sekunden oder 1—3 Minuten, eingestellt. Diese Bewegung nähert sich dem Schema der Flimmerbewegung der Ciliata (nach Verworn). Die gewöhnliche Bewegung setzt sich aus der selbständigen Bewegung jedes Strahles (5—7 mal in der Sekunde) und der allgemeinen Bewegung sämtlicher Strahlen, welche in acht Gruppen eingeteilt sind, zusammen; die Bewegung des letzten Viertels der Flosse ist äusserst schwach: die paarigen Gruppen neigen sich in eine Richtung, die unpaaren in die andre, so daß sich keine Grenze zwischen der rechten und linken Bewegung ziehen läßt. Eine Ausnahme bildet der erste Strahl, der

Digitized by Google

oft eine Seitenvibrierung, welche nur mit der Lupe zu bemerken ist, besitzt. Die Schnelligkeit der Bewegung bleibt unverändert beim ruhig auf dem Grunde liegenden und beim schwimmenden Tiere. Sie kann künstlich durch leichtes Berühren der Wälle der Furche verändert werden. Auf dieselbe Weise kann man an der Berührungsstelle und manchmal an der ganzen Flosse die Bewegung zum Stillstand bringen. doch tritt dies öfters sogar beim Berühren der Strahlen nicht ein.

Beim ersten Anblick möchte man diesem Organ irgend eine physiologische Funktion zuschreiben, jedoch geben weder die morphologischen Forschungen, noch einige Experimente dafür einen Anhalt. Ich glaube, daß dieses Organ als Lockapparat funktioniert. Die Seequappe (*Motella tricirrata*) hat einen phlegmatischen Charakter; sie liegt gewöhnlich still auf dem Grunde und wartet auf Beute. Die vorüberschwimmenden Fische können auf das Flimmern acht geben und auf Grund dessen näher heranschwimmen, was *Motella tricirrata* nur braucht. Nach den früheren Beobachtungen[1] dienten die Fühler (Cirri) am Maul als Lockapparat. Jedoch habe ich niemals ihre selbständige wurmartige Bewegung beobachten können. Darnach ist diese Flosse identisch und homolog dem Lockapparat, welchen z. B. *Lophius piscatorius* und andre besitzen.

Die hintere Flosse beginnt mit einem oder zwei ganz unentwickelten Hornstrahlen, was als allgemeine Regel für die Struktur der unpaaren Flossen dienen kann[2]. Die vordere Flosse zeigt jedoch das Gegenteil. Ihre Rolle besteht darin, die übrigen Strahlen vor Schlamm zu schützen, der sie gewöhnlich mit einer dicken Schicht überzieht. Ein größeres Hindernis zwingt sie, sich samt den übrigen Strahlen in die Furche zu beugen, wobei die Bewegung öfters nicht eingestellt, sondern nur verringert wird. Ich verklebte die Flosse mit Gelatine und bestrich sie von oben mit Tannin, schnitt sie sogar ganz weg, und dabei schwamm der Fisch wie früher, ohne daß man physische Unbequemlichkeiten dabei bemerken konnte.

Das Wegschneiden der Strahlen führte zu ihrer Regeneration. Die schuppenfreie Haut bedeckt den Boden der Furche und umhüllt gleich Handschuhfingern die Flossenstrahlen. Die Hautfalten zwischen den Strahlen bilden einen rechten Winkel, weshalb die Bewegung jedes Strahles mehr oder minder frei ist. Die äußere Hülle besteht aus mehrschichtigem Epithel, mit einer großen Anzahl von Schleimdrüsen,

---

[1] NIKOLSKY, Riby y gady (Rußlands).

[2] BRAUS in HERTWIGS Handbuch usw. Bd. III.

Digitized by Google

welche besonders im vorderen Strahl entwickelt sind; unter demselben befindet sich eine pigmentreiche Schicht, welche nur an den Spitzen der Strahlen fehlt. Das Gewebe der allgemeinen Strahlenhülle ist sehr zart und besteht aus weichem faserigen Bindegewebe. Deshalb kommt ihm der Name »Membrana« zu.

Jeder Strahl kann als Teil eines Segments betrachtet werden, welches Strahlenträger, Gelenk, Muskeln, Nerven und Blutgefäße enthält. Der Strahlenträger besteht aus besonders an der Basis sehr kalkreichem Hyalinknorpel.

Er hat die Form einer Säule, an welcher Kopf, Hals und Basis zu unterscheiden sind. Im Bau des Strahlenträgers habe ich Dimorphismus beobachtet; bald geht der Kopf allmählich in den Hals über, bald ist er schärfer abgegrenzt; die letztere Eigentümlichkeit paart sich gewöhnlich mit einer stärkeren Krümmung des Strahlenträgers. Einem ähnlichen Dimorphismus unterliegt der Strahlenträger des ersten Segments. Er ist stärker gekrümmt, an der Basis länger und besitzt einen rostral gerichteten, seitlich abgeflachten Fortsatz. Alle Strahlen sind Hornfäden. Nur der erste Strahl stellt einen einheitlichen, an der Basis gespaltenen Faden von konzentrischem Bau dar; die Seiten der Basis haben je drei kleine Hügel zur Befestigung der Sehnen. Die übrigen Strahlen bestehen jeder aus zwei Fäden, die voneinander durch Bindegewebe geschieden sind und an an ihrer Basis je einen stark entwickelten, sporenartigen hinteren Fortsatz und einen kleinen kugelförmigen vorderen aufweisen. Die leicht gespaltene Basis des Hornfadens des vorderen Strahles schließt sich direkt dem Strahlenträger an und verbindet sich mit demselben durch den Embryonalknorpel, welcher das Gelenk von allen Seiten umfaßt. Diese Knorpelart geht unvermerkt in ein umgebendes grobfaseriges Bindegewebe über. Dieses Gewebe erstreckt sich über die ganze Flosse, bildet und befestigt die Gelenke der übrigen Segmente; die letzten Gelenke unterscheiden sich dadurch, daß ihre Strahlen sich nicht direkt an den Strahlenträger, sondern an ein Kügelchen, welches seinerseits an den Kopf angegliedert ist, anschließen. Die Basis der Hornfäden ist von einem vielschichtigen Epithel umgeben.

Die Flosse ist an ihrer Stelle mit Hilfe eines Ligamentum befestigt, welches die Dornfortsätze der Wirbel von beiden Seiten umhüllt und bedeckt, von beiden Seiten fächerartig aufsteigend, neun bis elf Segmente, so daß die Strahlenträger zwischen den Wirbelsegmenten durch das Ligamentum auseinander geschoben werden und einen spitzen Winkel bilden. Das Ligamentum ist in der Gelenkgegend

Digitized by Google

befestigt und bekleidet die Segmente. Es nimmt am Fortsatz des Supraoccipitale seinen Anfang und geht weiter hinter die Flosse, wo sich das rechte und linke Blättchen vereinigen und stemmt sich gegen die zweite Flosse.

Den Wirbelsegmenten entsprechend, flechten sich Ligamente von jeder Rippe ein. Zwischen den Strahlenträgern befindet sich ein allgemeines unpaariges Ligamentum, welches sich durch eine kompaktere Struktur unterscheidet; durch dasselbe werden sämtliche Strahlenträger fixiert. Unter der ganzen Flosse befinden sich acht Wirbel, und zur Darstellung der äußersten Entwicklung der Flossensegmente führe ich hier folgende Verhältnisse der beiden unpaarigen Flossen von *Motella tricirrata* an:

die erste $^{82}/_{8}$, die zweite $^{58}/_{31}$ (*Salmo salar* $^{13}/_{12}$).

Die Lage der Muskeln ist an beiden Seiten ganz symmetrisch, deshalb werde ich nur eine Seite beschreiben. Von dem nach hinten gebogenen, sporenartigen Fortsatz zieht sich eine feine Sehne schräg zum Hals des Strahlenträgers und geht hier in einen kegelförmigen Muskel über. Derselbe geht, sich längs des Halses hinziehend, allmählich zur Seite und verflicht seine Fasern zwischen dem inneren und äußeren Blatte des Ligamentum. Da er eine schräge Richtung zur Achse des Strahlenträgers hat, so kann er als Depressor wirken, d. h. er kann die Strahlen in die Furche einklappen. Der zweite Muskel befestigt sich am vorderen Hügel und vereinigt, fast vertikal herabsteigend, seine Fasern mit dem Depressor und hat seinen Punctum fixum etwas niedriger. Er wirkt wie ein Erector. Da sämtliche Muskeln kegelförmig sind, so schließen sie sich an ihrer Basis fest aneinander, da sie keine eignen Fascien haben, und werden von allen Seiten, die Basis ausgenommen, vom Strahlenträger bedeckt. Dank der oben beschriebenen Einrichtung der Gelenke können die beiden Muskeln bei gleichzeitigem Zusammenziehen einen speziellen Inclinator ersetzen. So sehen wir, daß der vordere Strahl nicht die Fähigkeit besitzt, sich zur Seite zu beugen, und darin ist ihm auch der dritte Muskel wenig behilflich, welcher sich zwischen dem Depressor und dem Erector hinzieht. Die Hügel für die Sehnen liegen bei demselben an der Basis des Strahles, wodurch sein geringes Vibrieren möglich ist.

Längs der äußeren Wand des Ligamentum läuft der Ramus lateralis Nervi trigemini[1], der sich bis zum Gelenk hinzieht und sich ungefähr bis zur Basis des Strahlenträgers erstreckt. Dieser Nerv gibt

[1] Stannius.

Digitized by Google

nach der Anzahl der Wirbelsegmente, etwas hinter den Dornfortsätzen, Verzweigungen zur Flosse ab. Die Zweige entspringen unweit des Austrittes der Dorsospinalnerven. Die erste Vereinigung dieser Nerven befindet sich noch vor dem ersten Strahl. Zwischen der Abzweigung der großen Segmentnerven befinden sich in unbestimmter Menge feine Nerven; was die Innervation der Flosse anbetrifft, so stoßen wir auf widersprechende Angaben. Bei den einen Knochenfischen wird von diesem Nerv die Flosse garnicht innerviert (*Pleuronectes*[1], *Carassius auratus*[2]), bei den andern jedoch (*Gadus*) führen die Zweige vom Ramus lateralis zur Flosse. Um die Frage zu lösen, welche Bedeutung die Innervation des Ramus lateralis im gegebenen Falle hat, habe ich ihn auf beiden Seiten beim lebenden Tiere durchschnitten, doch hatte dasselbe durchaus keinen Einfluß auf die Bewegung der Flosse. Folglich muß die Hauptrolle bei der Innervation den Rückenmarksnerven zugeschrieben werden. Da nun die Rückenmarksnerven an und für sich an die Rückenflossen von *Motella tricirrata* keine selbständigen Zweige abgeben, so treten ihre Fasern doch durch den Ramus lateralis hindurch; es gibt Fälle, wo der Dorsalnerv einen Zweig entsendet, welcher den Ramus lateralis umgeht und mit Fortsätzen des Ramus lateralis einen kleinen Strang bildet, welcher an der äußeren Wand des Ligamentum liegt und einzelne Segmente der Flosse innerviert. Eine solche Lage variiert sehr bei einzelnen Individuen. Sämtliche Zweige treten durch die Ligamentschicht mit vielen Fortsätzen. An der Oberfläche der Muskeln angelangt, zerfallen sie in drei bis vier Zweige, welche sich wiederum in feinere verzweigen, untereinander kreuzen und anastomosieren.

So bildet sich eine oberflächliche Verzweigung, welche ober- oder unterhalb einen allgemeinen Collector besitzt; er erstreckt sich ununterbrochen längs der ganzen Flosse und verbindet die Nerven einzelner Segmente. Dank einer sehr gelungenen vitalen Färbung mit Methylenblau (nach Dogiel) konnte man am Totalpräparat und an den Schnitten bei starker Vergrößerung noch feinere und tiefere Nervenverzweigungen und deren Beziehungen zu den Muskeln beobachten. Diese Verzweigungen geben ein neues Netz für jede Muskelfaser, deren einzelne Fäserchen in Form von Varicositäten in der Muskelfaser enden. Von der zweiten Verzweigung führen durch die Muskelmasse und durch die Gelenke Nervenstränge in jeden Strahl, zu einem von jeder Seite.

---

[1] Stannius, Das peripherische Nervensystem der Fische.

[2] Harrison, Entwicklungsgeschichte der unpaarigen Flossen bei Teleostiern.

Digitized by Google

Doch gleich bei seinem Eintritt in den Strahl verzweigt sich jeder Nerv in zwei, so daß man an den Schnitten der distaleren Teile des Strahles vier asymmetrisch gelegene Stränge, welche ihrerseits sich auch verzweigen und in der Pigmentschicht enden, sehen kann. Hierbei muß bemerkt werden, daß die meisten Nerven dem ersten Strahl zukommen. Am wenigsten Nerverzweigungen sind in dem lockeren Bindegewebe vorhanden. Außer den Nerven durchkreuzen den Strahl noch einige Blutgefäße, von denen das größte zuerst zwischen den beiden Hornfäden liegt.

Ich mache auf die bei *Motella tricirrata* und anderen Gadoidei außerordentlich stark ausgeprägte Differenzierung der Rückenmyomere in zwei sich über die ganze Körperlänge erstreckende Schichten aufmerksam. Die obere Schicht besitzt eine eigene Sehne, welche an dem Os occipitale befestigt ist. Diese Schicht läßt sich ohne besondere Mühe bis zur Schwanzflosse abnehmen; unter ihr finden wir eine glatte Schicht des unteren Teiles der Myomeren. Sie schließt sich fest an das Ligamentum der ersten Flosse in der Gegend der acht Myocomen an, in dem sie eine feste Unterlage für den Ramus lateralis bildet. An die zweite Flosse befestigt sich diese Schicht durch ein sehr lockeres Zellgewebe; in dieser Gegend ist sie mit Inclinatormuskeln bedeckt. Eine so starke Befestigung an der ersten Flosse kann dadurch Erklärung finden, daß die Schicht die Kontraktion der einzelnen Myotome durch die Segmentneigung der Flosse regulieren kann, da sie in gewissem Maße wie ein Inclinator, aber etwas schräg, wirkt. Jedoch gelang es mir nicht, auf experimentellem Wege eine solche Kontraktion festzustellen.

So zeigt denn, glaube ich, die direkte Verbindung der beiden Flossen durch das Ligamentum und die Ähnlichkeit in der Struktur der ersten Strahlen der zweiten Flosse und sämtlicher der ersten, daß die Differenzierung der Oralflosse auf regressivem Wege vor sich ging, und die Rückbildung ihres ersten Segments als sekunkäres Resultat auftrat.

Sebastopol, Rußland, Biologische Station, Oktober 1907.

Erklärung der Abbildungen.

Allgemeine Bezeichnungen:

Str, Strahl (Hornfäden);
Mm, Myocomma;
Strtr, Strahlenträger;
I Str, erster Strahl;
Glk, das Gelenk;
Lig, Ligamentum;

Digitized by Google

M.Er, Musculus erector;
M.Dep, Musculus depressor;
Inc, Musculus inclinator;
Pr.sp, Processus spinosi;
R.D, Rami dorsales;
Emb.Kn, Embryonalknorpel;
Allg. Str, Allgemeiner Strang;
N, Nerv;
Kug, Kugel;
In.V, Innere Verzweigung;
Aus.V, Äußere Verzweigung.

Tafel XVIII.

Fig. 1. Das allgemeine Aussehen der beiden Flossen und des ausgeschnittenen Teiles der oberen Myomere.

Fig. 2. Schematische Zeichnung der Flosse und ihres Ligamentum.

Fig. 3. Das Gelenk des ersten Segments der Flosse.

Fig. 4. Der Typus der Gelenke der andern Segmente.

Fig. 5. Einer von den typischen Strahlenträgern des ersten Segments.

Fig. 6. Der Durchschnitt des Ramus lateralis durch die Verbindungsstelle mit den dorsalen spinalen Nerven.

Fig. 7. Die Flosse nach Entfernung des Ligamentum.

Digitized by Google

Über ein parasitisches Infusor aus dem Darme von Ophelia limacina (Rathke).

Von

S. Awerinzew,
Privatdozent an der St. Petersburger Universität, Leiter der marinen biologischen Station an der Murmanküste.

Mit Tafel XIX.

Mit dem Studium der Gregarinen aus dem Darme verschiedener mariner Würmer beschäftigt, habe ich unter anderm auch ein Material von verschiedenartigen parasitischen Infusorien gesammelt, welche ich bei meinen Untersuchungen zufällig angetroffen habe. Indem ich gegenwärtig meine Arbeit über die Gregarinen aus dem Darme von *Ophelia limacina* zu Ende führe, glaube ich nunmehr auch diejenigen Beobachtungen veröffentlichen zu können, welche ich bezüglich der gemeinschaftlich mit den Gregarinen in diesem Wurme parasitierenden Infusorien angestellt habe.

Was die von mir angewandten Untersuchungsmethoden betrifft, so wurde das genannte Infusor natürlich vor allem in lebendem Zustande entweder einfach in einem Tropfen Darmsaft oder zusammen mit dem Darminhalt von *Ophelia limacina* untersucht, wobei in letzterem Falle entweder Seewasser oder physiologische Kochsalzlösung hinzugefügt wurde.

Bei der Anfertigung von Präparaten wandte ich zum Fixieren fast ausschließlich die Schaudinnsche Flüssigkeit (Sublimat und Alkohol) an, worauf die Präparate nach der für auf Glas geklebte Schnitte üblichen Methode weiter bearbeitet wurden. Die Schaudinnsche Flüssigkeit ergab in diesem Falle die gleichen ausgezeichneten Resultate wie bei der Fixierung der meisten übrigen Protozoen. Zum Färben habe ich recht verschiedene Substanzen verwendet, allein die besten Resultate erreichte ich mit Delafieldschem Hämatoxylin und Eisenhämatoxylin nach Heidenhain.

In einigen Fällen habe ich übrigens auch die Färbung durch eosinsaures Methylenblau mit nachfolgender (sehr kurz dauernder) Differenzierung durch Aceton angewendet, worauf das Präparat über Aceton-Xylol in reines, zweifach destilliertes Xylol übergeführt und in neutralem Kanadabalsam eingeschlossen wurde. Diese Färbemethode gibt in einigen Fällen sehr interessante Resultate und kann bei dem Studium der Anordnung der Kernelemente in der Zelle mit Erfolg angewendet werden; ich hoffe in andern bereits fast vollendeten Arbeiten über parasitische Protozoen ausführlicher auf diese Methode und die damit erzielten Bilder näher eingehen zu können.

Das hier zu beschreibende Infusor wird im Darme der bei der Murman-Station (Barents-Meer, Kola-Fjord) erbeuteten *Ophelia limacina* ziemlich selten angetroffen; bei den übrigen Vertretern der gleichen Gattung habe ich diesen Parasiten niemals finden können.

Dieses Infusor muß seines langgestreckt-cylindrischen, gleichsam wurmförmigen Körpers wegen zu den monaxonen Formen (Taf. XIX, Fig. 1) gestellt werden; sein Vorderende läuft in einen kleinen konischen Kopf aus, welcher etwas in das Innere des Körpers eingezogen werden kann, in der Art wie wir dies bei den Vertretern der Gattung *Didinium* sehen. Das Hinterende des Infusors erscheint auf den ersten Blick gleichmäßig abgerundet, allein bei den meisten Exemplaren erkennt man bei genauerer Untersuchung, daß der centrale Teil dieses Körperendes gleich einem Flaschenboden etwas nach innen eingebogen ist.

Seinen Dimensionen nach muß unser Infusor zu den sehr großen Formen gerechnet werden, da die Länge seines Körpers (im erwachsenen Zustand, nicht aber sofort nach beendeter Teilung) 0,280—0,360 mm erreicht, bei einer Breite von 0,035—0,050 mm.

Die sehr langen (etwa 0,015—0,018 mm) und außerordentlich dünnen Wimpern liegen mit Ausnahme des obenerwähnten Köpfchens auf der gesamten Ausdehnung der Körperoberfläche in mehreren parallelen Reihen angeordnet, welche schraubenförmig gewunden von dem vorderen nach dem hinteren Pole des Körpers verlaufen.

Die Windung der Wimperreihen ist eine verschiedene: bei den einen Exemplaren verlaufen diese Streifen fast meridional, während bei andern ihre Spiralwindung ziemlich stark ausgesprochen ist. Die Länge der Wimpern ist auf der gesamten Ausdehnung der Körperoberfläche die gleiche.

In einem jeden Streifen liegen die Wimpern außerordentlich eng aneinander, und es ist infolge der Dichtigkeit des Wimperbelages

Digitized by Google

schlechterdings unmöglich, dieselben auf irgendeinem Bezirk von bestimmter Länge zu zählen.

Was das Vorhandensein eines Mundes und Schlundes betrifft, so haben meine ziemlich lang andauernden diesbezüglichen Untersuchungen keinerlei positive Resultate ergeben, welche auf die Anwesenheit dieser Bildungen bei unserm Infusor hindeuten würden. Am wahrscheinlichsten erscheint die Annahme, daß wenn an dem Gipfel des kegelförmigen unbewimperten Köpfchens auch wirklich eine kleine, nur bei dem Einziehen des Köpfchens in das Körperinnere bemerkbare Vertiefung vorhanden ist, diese Vertiefung doch nichts anderes darstellt, als das Rudiment einer wahren Mundöffnung, welche seinerzeit bei den freilebenden Vorfahren unsres Infusors vorhanden war.

Angesichts des Fehlens einer wahren Mundöffnung kann man a priori auch auf das Fehlen einer Afteröffnung bei unsrer Art schließen, wie wir dies auch bei andern Infusorien sehen, welche ihre Mundöffnung infolge der parasitischen Lebensweise eingebüßt haben.

Contractile Vacuolen sind bei unserm Infusor stets vorhanden, und zwar schwankt ihre Zahl bei verschiedenen Exemplaren zwischen drei und zehn. Diese Vacuolen sind in einer Reihe angeordnet, und zwar in der Art, daß ihre Anordnung, von der Seite ihrer Pori excretorii betrachtet, das Aussehen einer schwach gebogenen Linie hat.

Bei der Kontraktion ist der sehr kurze cylindrische Ausführgang, welcher die Verbindung der Vacuolenhöhle mit dem äußeren Medium herstellt, stets gut zu sehen.

Auf einem meiner Präparate ist dieser Ausführgang mit seinem trichterartig erweiterten äußeren Rande außerordentlich deutlich zu sehen. Nach diesem Präparate habe ich denn auch mif Hilfe des Abbéschen Zeichenapparates die Zeichnung Taf. XIX, Fig. 10 angefertigt, da einige Protistologen darauf hinweisen, daß die Ränder des Porus excretorius der Infusorien meist einen angeschwollenen äußeren Rand besitzen.

Der Porus excretorius befindet sich wie immer zwischen zwei Wimperstreifen und besitzt die Gestalt einer runden Öffnung.

Die für die Diastole einer jeden contractilen Vacuole erforderliche Zeit ist ziemlich beträchtlich und beträgt 5 und in gewissen Fällen sogar 8 Minuten, obgleich es nicht ausgeschlossen ist, daß die Dauer der Diastole unter normalen Bedingungen eine andre sein kann.

Der Macronucleus ist stets in der Einzahl vorhanden und hat die Gestalt eines sehr langen und ziemlich dicken, bisweilen leicht spiralförmig gewundenen Bandes, welches im Entoplasma liegt und in der

Längsrichtung des Infusorienkörpers, etwas näher zum hinteren als zum vorderen Ende, angeordnet ist.

Während der vegetativen Lebensperiode des Infusors habe ich bei diesem niemals die Anwesenheit eines Micronucleus beobachten können, welcher bei der Teilung stets vorhanden ist, doch glaube ich durchaus nicht, daß derselbe nur in diesem letzteren Falle auftritt, sondern vermute vielmehr, daß der Micronucleus unsres Infusors für gewöhnlich nur aus dem Grunde nicht zu sehen ist, weil er sich nicht färben läßt.

Der Körper des Infusors ist sehr biegsam, aber nicht contractil. Seine Fortbewegung erfolgt nicht allzu rasch, gleichmäßig und dabei sowohl vorwärts wie auch rückwärts; während des Fortbewegens dreht sich das Infusor sehr rasch um seine Längsachse; hierdurch wird der Eindruck hervorgerufen, als ob die an fixierten Exemplaren regelmäßig um den ganzen Infusorienkörper angeordneten Wimpern bei den meisten lebenden Exemplaren wegen des schraubenförmigen Verlaufes der Wimperreihen gleichsam den Körper des Infusors in mehreren einzelnen Ringen umschlingen, wodurch Bilder hervorgerufen werden, wie wir sie auf optischen Längsschnitten lebender *Balantidium elongatum* und einiger andrer Infusorien beobachten.

Bei dem Versuche, das oben beschriebene parasitische Infusor zu bestimmen, bin ich auf Grund der mir augenblicklich zu Gebote stehenden, allerdings nicht allzu reichen Literatur, zu der Überzeugung gelangt, daß wir es hier offenbar mit einer neuen, noch nicht beschriebenen Form zu tun haben. In Anbetracht der Eigentümlichkeit seines Baues, namentlich wegen des Vorhandenseins des äußerst charakteristischen kegelförmigen Vorsprunges mit einer rudimentären Mundöffnung an seinem Vorderende — ein wesentliches Merkmal zur Unterscheidung von *Anophlophrya*[1] — stelle ich für das betreffende Infusor eine neue Gattung auf, für welche ich zu Ehren meines hochverehrten Lehrers, Prof. Dr. O. Bütschli — den Namen *Bütschliella* vorschlage; der Artname läßt sich von dem Namen des Wirtstieres unsres Infusors — *Ophelia* — ableiten.

Indem ich nunmehr zu der ausführlicheren Beschreibung der

[1] Leider ist mir u. a. auch *Herpetophrya astoma* aus *Polymnia nebulosa* unbekannt geblieben, welche von Siedlecki (Bull. Acad. Cracovie. 1902) beschrieben wurde; dieses Infusor besitzt einen Schnabel (P. Mayer, Protozoa. In: Zoolog. Jahresber. für 1902, S. 27), welcher vielleicht an den kegelförmigen Vorsprung von *Bütschliella* erinnert. Allein das Fehlen von contractilen Vacuolen und die abweichende Teilungsweise veranlassen mich zu der Annahme, daß *Herpetophrya* und *Bütschliella* keine identischen Formen darstellen.

Digitized by Google

Struktur des Protoplasma und des Kernes von *Bütschliella opheliae*, sowie zu deren Teilungsweise übergehe, möchte ich vor allem ein paar Worte über die Stellung dieses Infusors unter den übrigen Aspirotricha (Schewiakoff) einschalten. Nach der kürzlich erschienenen Arbeit von Neresheimer über die Fortpflanzung der Opalinen (Die Fortpflanzung der Opalinen. Arch. Protistk. Suppl. I 1907) kann kein Zweifel mehr darüber bestehen, daß wir die von Stein aufgestellte Familie der Opalinina als durchaus künstlich fallen lassen müssen. Was nun die übrigen Gattungen dieser Familie (mit Ausnahme von *Opalina*, *Opalinopsis* und *Chromidina* [?]), d. h. *Protophyra*, *Hoplitophrya*, *Discophrya* u. a. betrifft, zu welcher man natürlich auch die von mir beschriebene *Bütschliella* rechnen könnte, so stellen auch sie wohl kaum irgend eine mehr oder weniger natürliche Familie dar; dieselben repräsentieren im Gegenteil höchstwahrscheinlich Vertreter durchaus voneinander verschiedener, miteinander in keiner Weise verwandter Formen, welche sich an eine parasitische Lebensweise angepaßt und einige Züge ihrer ursprünglichen Organisation eingebüßt haben. Es ist sehr wohl möglich, daß die Vorfahren von *Bütschliella* ihrer Organisation nach den Vertretern der jetzt lebenden Familie der Holophryinae (Perty-Schewiakoff) am nächsten standen.

Das Ectoplasma von *Bütschliella opheliae* hat das Aussehen einer stark lichtbrechenden, außerordentlich dünnen, homogenen Schicht, in welcher ich niemals die für das alveoläre Ectoplasma so charakteristischen einzelnen Waben unterscheiden konnte. Das Entoplasma besitzt natürlich einen wabigen Bau; außerdem ist dasselbe, wie ich auf meinen Präparaten stellenweise, namentlich in den centralen Teilen des Infusorienkörpers bemerken konnte, bisweilen einigermaßen vacuolisiert, was übrigens vielleicht eine Folge des Fixierungsprozesses ist, obgleich ich persönlich eine solche Vacuolisierung für vollständig normal und unabhängig von der Wirkung der Reagenzien ansehe.

Sowohl der Macro- wie auch der Micronucleus von *Bütschliella opheliae* besitzt eine nicht besonders dicke, mit Kernfarben schlecht färbbare Hülle; diese Hülle halte ich ihrem Ursprunge nach für ein protoplasmatisches Gebilde, was unter anderm auch durch ihre Fähigkeit, sich mit dem Protoplasma in dem gleichen Tone zu färben, bewiesen wird.

Der körnige Macronucleus von *Bütschliella* besitzt eine feinwabige Struktur, und in seinem Innern liegt meist eine ziemlich beträchtliche Anzahl von Nucleolen verschiedener Größe. Trotz aller Bemühungen ist es mir bis jetzt noch kein einziges Mal gelungen, in diesen Nucleolen

Digitized by Google

irgendwelche Struktur zu entdecken. Nur in den größeren Nucleolen sind stets mehrere mit Flüssigkeit gefüllte Vacuolen enthalten, und ausnahmsweise enthält diese Flüssigkeit irgendwelche von mir nicht näher untersuchte Kristalle. Bei der Färbung mit eosinsaurem Methylenblau nehmen die Nucleolen von *Bütschliella* eine Rosafarbe an, welche einigermaßen an die Färbung des Protoplasma erinnert, mit derselben aber nicht übereinstimmt.

Bei der Fortpflanzung ergibt *Bütschliella opheliae* durch eine Reihe in kurzen Zwischenräumen aufeinander folgende Teilungen Ketten von Individuen verschiedener Größe (Taf. XIX, Fig. 2), wobei sich gewöhnlich eine jede neue Knospe unmittelbar von dem Mutterorganismus abschnürt; doch ist zu bemerken, daß ich in zwei Fällen unter anderm auch eine Zweiteilung der jungen Knospe beobachtet habe, wobei letztere noch mit dem Mutterorganismus in Verbindung stand (Taf. XIX, Fig. 3).

Vor dem Beginn der Teilung verschiebt sich der Macronucleus von *Bütschliella* noch näher als sonst zum Hinterende des Infusors. Gleichzeitig verliert derselbe allmählich einen beträchtlichen Teil seiner Nucleolen und wird immer mehr und mehr gleichartig, bis endlich eine feinfaserige Struktur in ihm zum Vorschein kommt (Taf. XIX, Fig. 3). Zu derselben Zeit tritt vorzugsweise in der hinteren Hälfte des zur Teilung schreitenden Infusors eine gewisse stetig anwachsende Menge von Einschlüssen auf, welche von einigen Farbstoffen (wie z. B. Hämatoxylin nach Delafield) gefärbt werden. Diese Einschlüsse bleiben auch in den sich vom Mutterorganismus abschnürenden Knospen noch einige Zeit hindurch erhalten, bis sie schließlich in dem sie umgebenden Protoplasma vollständig verschwinden.

Es ist mir nicht möglich gewesen, den Bau und die chemische Zusammensetzung dieser Einschlüsse eingehend zu untersuchen, doch scheint deren Entstehung aus dem Macronucleus des zur Teilung schreitenden Infusors keinem Zweifel zu unterliegen. Ich habe auf meinen Präparaten mehrfach den Macronucleus in der Periode des Verschwindens seiner Nucleoli beobachten können und muß bemerken, daß meiner Ansicht nach ein beträchtlicher Teil dieser letzteren nicht in dem Macronucleus verbleibt, sondern aus demselben mit einer ganz geringen Menge Chromatin in das umgebende Protoplasma ausgestoßen wird. Auf ein solches Ausstoßen kann man unter anderm aus den Contouren des Macronucleus während dieser Periode seines Bestehens schließen (Taf. XIX, Fig. 11), ebenso auch daraus, daß sowohl die Nucleolen als auch die Einschlüsse im Protoplasma in der Teilung be-

griffener oder zur Teilung sich vorbereitender Exemplare von *Bütschliella opheliae*, sich den Farbstoffen und namentlich dem eosinsauren Methylenblau gegenüber in gleicher Weise verhalten.

Das Auftreten einer feinfaserigen Struktur im Macronucleus eines in der Teilung begriffenen Infusors läßt sich, wie mir scheint, durch jene Strömungen erklären, welche um diese Zeit besonders stark im Kern auftreten, wobei dessen Waben sich, der Strömung folgend, in parallelen Reihen anordnen. Die bis dahin in den Wandungen der Waben des Macronucleus wohl zu unterscheidenden Chromatintröpfchen werden unsichtbar, und an ihrer Stelle färben sich die Wandungen der Waben selbst, welche parallel der Längsachse des Macronucleus angeordnet sind, sehr stark mit Kernfarben (ohne einzelne Chromatintröpfchen aufzuweisen). Bei sich teilenden *Bütschliella* werden die einzelnen Fasern, an der Einschnürungsstelle des Macronucleus angelangt, gleichsam in zwei Teile abgedreht und treten von der oberen Fläche der einen Kernhälfte zur unteren Fläche der andern Hälfte über und umgekehrt (Taf. XIX, Fig. 3).

Um die gleiche Zeit, wo der Macronucleus sich zur Teilung anschickt und in dem Protoplasma die oben beschriebenen Einschlüsse auftreten, welche die in das Protoplasma ausgestoßenen Nucleolen darstellen, läßt sich bisweilen unweit des unteren Endes des Infusors, und zwar meist näher zur peripheren Schicht des Entoplasma als zum Macronucleus, das Vorhandensein eines kleinen Micronucleus feststellen (Taf. XIX, Fig. 2 u. 4).

Der Micronucleus von *Bütschliella opheliae* besteht aus zwei Abschnitten; einem strukturlosen, welcher die Fähigkeit fast eingebüßt hat, sich mit Kernfarben zu färben und einem andern, körnigen Abschnitt, welcher sich ziemlich stark färbt.

Obgleich es mir nicht gelungen ist, alle Stadien der Teilung des Micronucleus von *Bütschliella* festzustellen, so bietet das von mir Beobachtete nichtsdestoweniger ein gewisses Interesse, indem wir bis jetzt überhaupt sehr wenig über die Teilung dieser Gebilde bei den Infusorien kennen.

Bei dem Beginn der Teilung zieht sich der Micronucleus des hier beschriebenen Infusors spindelförmig in die Länge, wobei jedoch die Teilung in zwei Teile — einen homogenen und einen körnig-faserigen — immer noch bestehen bleibt (Taf. XIX, Fig. 5). Die Hülle des Micronucleus bleibt während der ganzen Dauer dieses Teilungsprozesses erhalten, wie dies auch bei den andern Infusorien der Fall ist; ebenso

Digitized by Google

lassen sich in dem ihn umgebenden Protoplasma keinerlei besondere Strukturen, wie z. B. Strahlungen oder dgl. mehr, beobachten.

Bei der ferneren Längsstreckung des spindelförmigen Micronucleus in der Längsachse tritt in dessen homogenem Teile eine durch besondere Anordnung seiner Waben bedingte schwache Längsstrichelung auf, in dem körnig-faserigen, chromatinhaltigen Teile dagegen differenzieren sich zwei sich stark färbende Gebilde, welche ich mit Chromosomen vergleiche (Taf. XIX, Fig. 6). Diese Gebilde besitzen unregelmäßige Konturen und bestehen, wie dies aus einigen Präparaten zu entnehmen ist, aus miteinander abwechselnden stärker und schwächer gefärbten Bezirken.

Ferner ist es mir gelungen, auf einem meiner Präparate ein Teilungsstadium des Micronucleus von *Bütschliella* zu finden, welches ich für ein auf das soeben beschriebene folgendes Stadium halte. Die beiden in einer Hälfte des Micronucleus enthaltenen Chromosomen spalten sich augenscheinlich in der Längsrichtung, eine jede in zwei Chromosomen (Taf. XIX, Fig. 7), welche darauf eine centrale Lage in der Spindel des Micronucleus einnehmen (Taf. XIX, Fig. 8) und nunmehr an die bei der Teilung des Micronucleus andrer Infusorien bekannten Bilder erinnern.

Auf welche Weise der weitere Vorgang des Auseinanderrückens der Chromosome vor sich geht, kann ich einstweilen nicht angeben, indem ich nur bereits viel ältere Teilungsstadien des Micronucleus gefunden habe (Taf. XIX, Fig. 3 u. 9); da mir die Art und Weise des Auseinandertretens der Chromosomen unbekannt geblieben ist, kann ich auch die Frage nicht beantworten, was wir eigentlich in dem von der Fig. 7 dargestellten Stadium vor uns haben. Auch die Untersuchung der Teilung des Micronucleus bei andern parasitischen Infusorien hat mir bis jetzt keinerlei Auskunft über diese Frage geben können, und zwar sowohl infolge häufiger Unterbrechungen während meiner Beobachtungen, als auch wegen einiger Abweichungen vom allgemeinen Typus bei dem Teilungsprozeß des Micronucleus verschiedener Arten.

Alexandrovsk, Gouv. Archangel, im August 1907.

Digitized by Google

Erklärung der Abbildungen.

Tafel XIX.

(Alle Zeichnungen sind mit dem ABBE'schen Zeichenapparat auf dem Niveau der Basis des Mikroskopstatives entworfen.)

Bütschliella opheliae nov. gen., nov. sp.

Fig. 1. Kombinierte Zeichnung nach lebenden Exemplaren und einem Präparat. ZEISS. Objekt. D, Komp.-Oc. 4.

Fig. 2. Präparat eines Infusors mit zwei Knospen (der Wimperbelag ist weggelassen). *Mi* = Micronucleus. ZEISS. Objekt. D, Komp.-Oc. 4.

Fig. 3. In der Zweiteilung begriffene Knospe. Macro- und Micronucleus im Stadium der Teilung. (Der Wimperbelag und die Einschlüsse im Protoplasma sind weggelassen.) ZEISS. Homog. Imm. $^1/_{12}$, Komp.-Oc. 4.

Fig. 4. Micronucleus vor dem Eintritt der Teilung. ZEISS. Homog. Imm. $^1/_{12}$, Komp.-Oc. 18.

Fig. 5—9. In der Teilung begriffener Micronucleus. ZEISS. Homog. Imm. $^1/_{12}$, Komp.-Oc. 18.

Fig. 10. Umrisse der contractilen Vacuole, ihres Ausführungsganges und seiner äußeren Öffnung (nach einem Präparat). ZEISS. Homog. Imm. $^1/_{12}$, Komp.-Oc. 12.

Fig. 11. Hinterende des Infusors vor dem Beginn der Teilung. (Der Wimperbelag ist weggelassen.) ZEISS. Homog. Imm. $^1/_{12}$, Komp.-Oc. 4.

Digitized by Google

Die Statocyste der Heteropoden.

Von

Sergeï Tschachotin.

(Aus dem Zoologischen Institut Heidelberg.)

Mit Tafel XX—XXIV und 15 Figuren im Text.

Inhaltsübersicht.

Seite

I. Einleitung 344
II. Methodik 345
III. Untersuchung 347
A. Morphologie der Statocyste 347
1. Topographie derselben 347
2. Bau der Statocyste 349
a. Hüllkapsel 349
b. Nervenfaserschicht 350
c. Epithel 351
α. Wimperzellentypus 352
1. Centralzelle in der Macula 352
2. Kleine Sinneszellen in der Macula 354
3. Wimperborstenzellen in der Antimacula 356
4. Zusammenfassung der Merkmale dieses Typus 363
β. Typus der indifferenten Zellen 364
1. Pericentrale Stützzellen in der Macula 364
2. Kleine Stützzellen in der Macula 365
3. Pflasterzellen in der Antimacula 366
4. Zusammenfassung der Merkmale dieses Typus 366
d. Statolymphe 366
e. Statolith 367
α. Chemische Zusammensetzung 367
β. Struktur 370
γ. Vergleich mit künstlichen Calcosphäriten 373
δ. Bildungsweise des Statolithen 377
3. Accessorische Organe der Statocyste 380
a. Der Medianstrang 380
b. Die Lateralstränge 381
4. Nervus staticus und Faserverlauf im Cerebralganglion 382

Digitized by Google

Seite
B. Physiologie der Statocyste 390
1. Die Statocyste ist kein Gehörorgan 390
2. Die Statocyste als Gleichgewichtsorgan 392
3. Mechanismus ihres Funktionierens 404
4. Funktionen der accessorischen Organe 410
IV. Literaturverzeichnis 411
V. Erklärung der Abbildungen 413

I. Einleitung.

Das Objekt, dessen Studium mir mein hochverehrter Lehrer, Herr Professor Bütschli, empfohlen hatte, ist schon öfters Gegenstand von Erörterungen und Untersuchungen gewesen, wohl deshalb, weil es relativ groß und schön ist und weil es vermöge seiner vollkommenen Durchsichtigkeit auf die Forscher stets eine gewisse Anziehungskraft ausübte. Schon Leuckart (1854, 35), Gegenbaur (1855, 23), Leydig (1863, 36), Boll (1869, 9) und Ranke (1875, 41, 42) beschäftigten sich eingehend mit dem Bau und der Funktion des Organs bei der erwähnten Molluskenklasse, aber erst Claus (1876, 12, 13) gelang es, in einer schönen Arbeit mit dem ihm eigentümlichen Scharfsinn die Tatsachen genauer zu beschreiben und sie richtig zu würdigen, so daß seine Abbildung der Heteropoden-Statocyste als klassisches Beispiel dieses Organs bei Mollusken überhaupt in alle Lehrbücher aufgenommen wurde, und man allgemein der Meinung war, die Verhältnisse seien nach Claus' Bearbeitung derart geklärt, daß eine Neubearbeitung ganz überflüssig schien. Dadurch erklärt sich, daß seit Claus kein einziger Forscher, soviel mir bekannt, dies wunderschöne Objekt zum Gegenstand eingehender Studien machte. In der neuesten Zeit beschäftigten sich wiederum einige Forscher damit, aber nur flüchtig: so versuchten Solger (1899, 46) und Retzius (1901, 43) die vitale Methylenblaufärbung an ihm, und Ilyin (1900, 30, 31) stellte physiologische Experimente an Pterotracheen an, um die Frage nach seiner Funktion zu ermitteln.

Mein hochverehrter Lehrer, Herr Prof. Bütschli, hatte recht: das Objekt hat sich trotz der Clausschen Arbeit der Untersuchung wert erwiesen, ja es hat sich eine ganze Reihe neuer Tatsachen, morphologischer wie physiologischer, ergeben, sowie daß gewisse Angaben und Annahmen von Claus irrig waren und der Berichtigung bedürfen.

Da die ältere Literatur über die Heteropoden-Statocyste in den

Digitized by Google

Arbeiten von RANKE (41) und CLAUS (12) angeführt und kritisch besprochen wurde, und da seit CLAUS, wie gesagt, fast gar nichts Neues darüber erschien, so verweise ich auf obige Arbeiten und gehe direkt zur Beschreibung der von mir gebrauchten Methodik und der Ergebnisse meiner Untersuchungen über.

II. Methodik.

Entsprechend den beiden Zielen, die ich in vorliegender Arbeit verfolgte, einerseits der Ergründung des morphologischen Baues, anderseits der physiologischen Bedeutung des Organs und seiner einzelnen Teile, müssen auch die Methoden, deren ich mich dabei bediente, in zwei Gruppen geteilt werden: in morphologische und physiologische.

Von den ersteren wurde zunächst das Studium der Statocysten in toto, sowohl in situ als auspräpariert, an lebendem und fixiertem Material verwertet. Als Fixierungsmittel verwendete ich dabei Formol, Sublimat-Formol, Sublimat, Sublimat-Essigsäure, Liq. Perenyi, FLEMMINGsche Flüssigkeit, Osmiumsäure 1%ig und 0,1%ig, HERMANNS Gemisch und schließlich noch 1%iges Kaliumbichromat nach Angabe von BOLL (9, S. 81). Die mit letzteren vier Fixiermitteln behandelten Objekte konnten zum Teil ungefärbt untersucht werden; in andern Fällen wandte ich verschiedene Färbemethoden an, von welchen vorzüglich Boraxkarmin, DELAFIELDS Hämatoxylin, Hämalaun und besonders HEIDENHAINS Eisenhämatoxylin, das ausgezeichnete Dienste leistete, verwendet wurden. Auch APÁTHYS Vorvergoldungsmethode (vgl. LEE u. MAYER 33, § 373), sowie die vitale Methylenblaufärbung wurden mit Erfolg probiert; in letzterem Fall wurde das Tier in Seewasser, das mit Methylenblau mäßig dunkel gefärbt war, auf ein paar Stunden eingelegt und dann in frischem Seewasser untersucht. In diesem Fall, wie überhaupt bei Lebenduntersuchung, wurden die Statocysten entweder auf dem Objektträger isoliert untersucht, oder am ganzen Tier, das in einem zu dem Zweck konstruierten, weiter unten zu beschreibenden Fixiergestell immobilisiert war, wenn es sich darum handelte, dies lebende Organ in situ intakt zu beobachten.

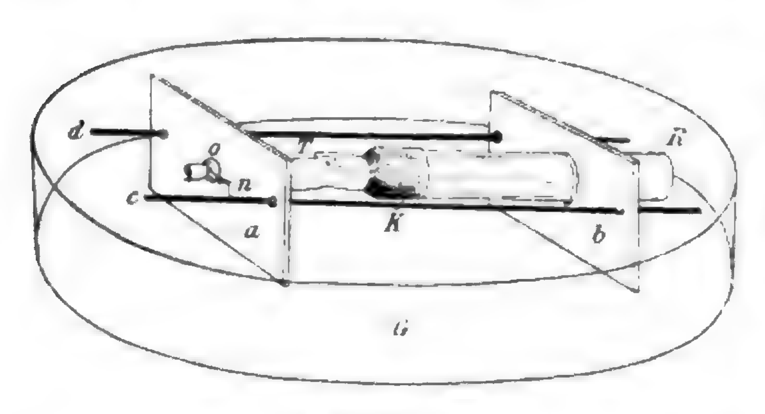
Weiter wandte ich Zerzupfungs- und Macerationsverfahren mit verschiedenen Mitteln an, von welchen mir das HERTWIGsche Osmium-Essigsäure-Gemisch (LEE u. MAYER, 33, § 527) die besten Dienste leistete. Schließlich wurde das Objekt auch auf Schnitten studiert. die mit Boraxkarmin-Bleu de Lyon, Boraxkarmin-Osmiumsäure-Holz-

Digitized by Google

essig und Boraxkarmin-Hämatoxylin-chromsaurem Kali, beides nach Prof. SCHUBERG (45, S. 190), dann auch mit Hämalaun-Eosin und besonders mit Eisenhämatoxylin gefärbt wurden.

Für physiologische Zwecke wurden erstens isolierte Statocysten unter dem Deckglas beobachtet, zweitens in situ in dem oben erwähnten Fixiergestell und schließlich wurden mit den Tieren noch ein Reihe von Experimenten angestellt, indem ich ihnen eine oder beide Statocysten exstirpierte, oder auch verschiedene Nerven oder Ganglien durchschnitt und die dabei auftretenden neuen bzw. Ausfallserscheinungen verfolgte. Letzteres Verfahren nebst der vitalen Methylenblaufärbung und Studium der Serienschnitte gaben mir auch die Möglichkeit die Grundzüge des Faserverlaufes im Cerebralganglion zu ermitteln. Da in der Umgebung dieses Ganglions die von ihm abgehenden Nerven mit ihren Zweigen, sowie Bindegewebs- und Muskelzüge ein höchst kompliziertes Gewirr darstellen, so versuchte ich mit Erfolg die Entwirrung dieses Durcheinanders durch Anfertigung eines Modells aus Modellierton usw. herbeizuführen und so das Wesentliche aus diesem Gewirr herauszuschälen und hervorzuheben.

Auch wurden den Tieren einige Gifte, wie Curare, Strychnin, injiziert und ihre Wirkung auf die Statocyste in dem nun zu beschreibenden Fixiergestell beobachtet. Dieses letztere besteht, wie die beigefügte Textfig. 1 näher erläutert, aus zwei Holzplatten *a* und *b*, die miteinander durch zwei starke Metalldrähte *c* und *d* verbunden sind, in solcher Weise, daß sie auf denselben gegeneinander verschoben werden können; die eine von diesen Holzplatten (*b*) ist von einem größeren Loch durchbohrt, in welchem ein Glasrohr *R* steckt; in dieses Glasrohr wird das Tier *T* hereingeschoben und mittels eines Kautschukschlauchstückes *K* am Ausschlüpfen verhindert; der Rüssel des Tieres wird durch ein kleines Loch *o* in der Platte *a* gezogen und hier mit einer Fadenschlinge am Stift *n* festgebunden. Das ganze Gestell samt dem Tiere wird nun in ein mit Seewasser gefülltes Gefäß *G*, das auf den Objekttisch des Mikroskopes kommt, gestellt; durch Drehen



Textfig. 1.
Fixiergestell zur Beobachtung der Statocysten in situ beim lebenden Tier. Erklärung im Text.

Digitized by Google

des Rohres *R* um seine Längsachse kann das Tier in eine beliebige Stellung gebracht und die Statocysten von allen Seiten aus beobachtet werden.

Schließlich muß ich noch die mikrochemischen Methoden, deren ich mich bei der Untersuchung des Statolithen bediente und die in dem betreffenden Kapitel näher angegeben werden, erwähnen.

Was das untersuchte Material anbelangt, so benutzte ich hauptsächlich *Pterotrachea coronata* und *mutica*, auch ein Exemplar der sehr seltenen *Pterotrachea scutata*, ferner *Carinaria mediterranea*; vergleichsweise wurden zuweilen auch *Firoloides Desmaresti*, *Firolella* sp. und *Atlanta Peroni* hinzugezogen.

III. Untersuchung.

A. Morphologie der Statocyste.

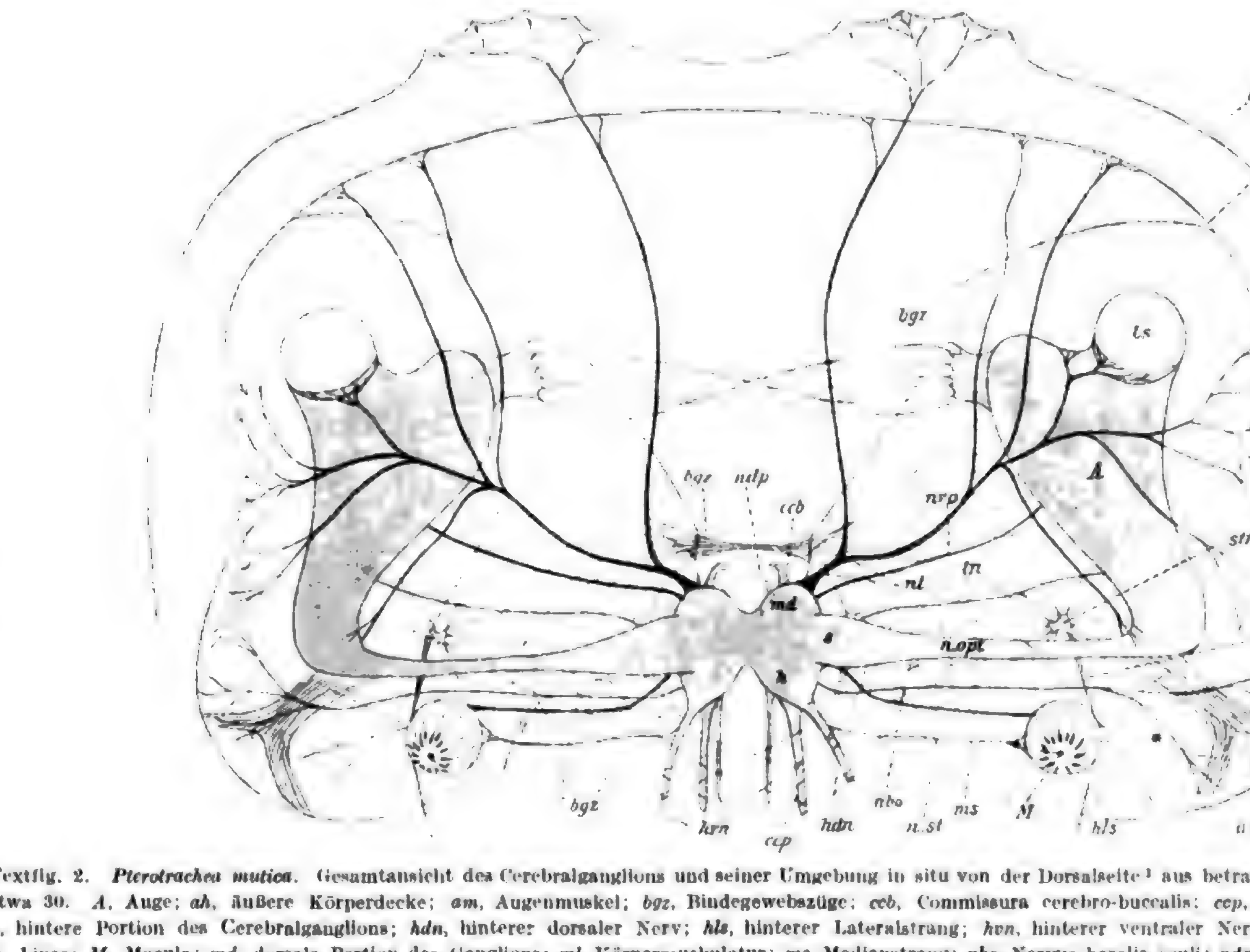
1. Die Lage.

Bekanntlich sind die Statocysten bei den Heteropoden als zwei glashelle, blasenartig-kugelige Gebilde in der Nähe des Cerebralganglions, etwas caudalwärts von demselben, aufgehängt und durch Faserzüge an den umgebenden Wänden der Körperhöhle befestigt, wie aus Textfig. 2 ersichtlich ist.

Von der ventralen[1], physiologisch aber dorsalen Seite (denn die Tiere schwimmen bekanntlich mit der Flosse, die dem Fuße der übrigen Mollusken entspricht, nach oben) tritt zu jeder Statocyste (*), von medianwärts kommend, der Nervus acusticus, oder besser staticus (*n.st*), und überzieht nun, sich strahlig in zwölf bis sechzehn Meridianzüge auflösend (*nm* in Taf. XX, Fig. 2), deren Oberfläche bis zu dem entgegengesetzten, morphologisch dorsalen Pol der Blase, wo das Epithel eine verdickte Stelle, die sogenannte Macula, bildet und wo diese Nervenfasern direkt in die sich hier befindlichen Sinneszellen übergehen. Diese auf den ersten Blick merkwürdig erscheinende Lage der Macula, die dem Nervenzutritt gegenüber liegt, dürfte vielleicht, wie weiter unten dargelegt wird, ihre Erklärung in der bekannten eigentümlichen Haltung der Heteropoden, mit der ursprünglichen Bauchseite nach oben, finden. Streng genommen, liegt der Nervenzutritt nicht ganz genau

[1] Hier und überall weiter unten, wo nicht ausdrücklich das Gegenteil bemerkt, beziehen sich die Bezeichnungen d o r s a l , v e n t r a l , r e c h t s und l i n k s auf die ursprüngliche, morphologisch richtige Lage, d. h. mit der Flosse nach unten.

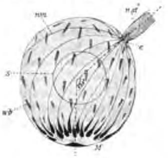
Digitized by Google



Textfig. 2. ***Pterotrachea mutica.*** Gesamtansicht des Cerebralganglions und seiner Umgebung in situ von der Dorsalseite[1] aus betrachtet. Lebendes Tier. Vergr. etwa 30. *A*, Auge; *ah*, äußere Körperdecke; *am*, Augenmuskel; *bgz*, Bindegewebszüge; *ccb*, Commissura cerebro-buccalis; *ccp*, Commissura cerebro-pedalis; *h*, hintere Portion des Cerebralganglions; *hdn*, hinterer dorsaler Nerv; *hls*, hinterer Lateralstrang; *hvn*, hinterer ventraler Nerv; *ln*, feiner lateraler Nerv; *ls*, Linse; *M*, Macula; *md*, dorsale Portion des Ganglions; *ml*, Körpermuskulatur; *ms*, Medianstrang; *nbo*, Nervus basalis oculi; *ndp*, Nervus dorsalis proboscidis; *n.opt*, Nervus opticus; *n.st*, Nervus staticus; *nt*, Nervus tentaculorum; *nvo*, Nervus ventralis oculi; *s*, seitliche Portion des Cerebralganglions; *stf*, bindegewebige Bildung, an der sich der vordere Lateralstrang anheftet; *vls*, vorderer Lateralstrang; *, Statocyste.

[1] s. Anm. S. 347.

ventral, also nicht genau entgegengesetzt der dorsal sich befindenden Macula, wie es CLAUS (12, S. 110) und andre Forscher angaben, sondern ist etwas medianwärts verschoben, wodurch die median gelegenen Fasermeridiane kürzer erscheinen als die lateralen und sich an der Statocyste somit eine gewisse Asymmetrie kundgibt. Textfig. 3 soll dies näher erläutern. Der Winkel, der von dem durch das Centrum der Macula geführten Durchmesser mit der ideellen Verlängerung des Nerven gegen den Mittelpunkt der Blase gebildet wird, beträgt ungefähr 130 bis 140°. An seiner Zutrittsstelle besitzt der Nervus staticus eine gewöhnlich geringe Einschnürung: sie ist manchmal kaum angedeutet (Taf. XX, Fig. 1), kann auch ganz fehlen (Taf. XXIII, Fig. 40), meist ist sie aber recht scharf ausgeprägt (*e* in Textfig. 3 u. 11, auch Taf. XX, Fig. 2).



Textfig. 3.

Halbschematische Zeichnung, die Asymmetrie der Statocyste erläuternd. *e*, Einschnürung des Nervus staticus; *M*, Macula; *nm*, Nervenfasermeridiane; *n.st*, Nervus staticus; *S*, Statolith, durchschimmernd; *wb*, Wimperborsten.

2. Bau der Statocyste.

a. Hüllkapsel.

Wenn wir uns nun zu der Statocyste selbst wenden, so können wir an ihr von außen nach innen nach CLAUS folgende Schichten unterscheiden: zunächst eine zu äußerst gelegene homogene, bindegewebige Hüllkapsel, die die ganze Blase allseitig umgibt und an der Zutrittsstelle des Nerv. staticus direkt in dessen Scheide übergeht (Taf. XX, Fig. 7 *hk*, *ns*); sie ist ziemlich fest und läßt keine besondere Struktur, etwa Fasern usw. erkennen, sondern erscheint glashell und homogen; zuweilen kann sie bei der Präparation schrumpfen, sich in Falten legen oder auch, was aber seltener eintritt, sich von den darunter liegenden Schichten abheben. Von Zellen oder Kernen, die etwaige Zellreste darstellen würden, ist darin nichts nachzuweisen, weshalb es möglich erscheint, daß sie ein Abscheidungsprodukt der Epithelzellen der Blasenwand darstellt. Allerdings würde der kontinuierliche Übergang dieser Hüllwand in die Nervenscheide eher dafür sprechen, daß es sich hier auch um eine von besonderen mesodermalen Zellen

Digitized by Google

ausgehende Bildung handelt. Während man aber im Nerv. staticus hier und da, unterhalb der Scheide, also peripher, Zellkerne (*k*) antrifft, wie es die Fig. 6, Taf. XX, lehrt, die wohl Reste von Zellen darstellen, die an der Bildung der Scheide teilgenommen haben, kann man an der Hüllkapsel der Statocyste nichts derartiges wahrnehmen; allerdings ist der Nachweis eventuell vorhandener solcher Zellreste in letzterem Fall sehr erschwert, ja vielleicht überhaupt unmöglich, denn unterhalb der Kapsel liegt die epitheliale Zellschicht, in der man nur zwei Zellarten zu unterscheiden imstande ist; es ist aber nicht vollkommen ausgeschlossen, obgleich wenig wahrscheinlich, daß eventuell auf jüngeren Stadien vorhandene mesodermale Zellen, die die Kapselwand erzeugten, später in die Epithelschicht einbezogen werden könnten und vielleicht einen Teil von deren sogenannten indifferenten Zellen bildeten. Dies könnte vielleicht auf ontogenetischem Weg entschieden werden, leider fehlte mir aber dazu entwicklungsgeschichtliches Material.

b. Nervenfaserschicht.

Auf die beschriebene Hüllkapsel folgt nach Claus (12) eine Nervenfaserschicht; es scheint mir aber, daß man eigentlich von einer zusammenhängenden Schicht nicht reden kann, denn der Nerv. staticus zerfällt wie oben bemerkt, in meridianartig über die Statocyste, zwischen der Hüllkapsel und dem Epithel hinziehende Faserzüge, die also zwischen sich ebenfalls meridianartig gegen die Macula verlaufende Felder freilassen, wo die Epithelschicht in direkter Berührung mit der Hüllkapsel steht (Taf. XX, Fig. 2). Der Übergang des Nerv. staticus in diese Meridianfaserzüge der Statocyste ist aus der Fig. 7, Taf. XX, auf einem sagittalen Schnitt, und die Ausbreitung der Nervenfasern unterhalb der Hüllkapsel ist schön auf der Fig. 4, Taf. XX, deren oberer Teil *Q* einen Quer-, der untere *Fl* einen Flächenschnitt darstellen, ersichtlich.

Die über die Statocyste ausstrahlenden Nervenfasern sind öfters mit Nodositäten besetzt, die schon Claus (12, S. 108) gesehen hatte und an welchen Solger (46, S. 70) metachromatische Erscheinungen bei der vitalen Methylenblaufärbung beobachten konnte; allerdings hält er sie für außerhalb der Nervenfibrillen gelegene Granula. Metachromasie sah ich auch daran; da ich sie aber immer nur im Verlauf der Nervenfibrillen angetroffen zu haben glaube, so halte ich sie für postmortale Erscheinungen an den Nervenfasern im Biedermannschen Sinne; je frischer das Objekt ist, desto weniger und desto kleinere solche Kügelchen trifft man im Verlauf der Fasern an; mit der Zeit

Digitized by Google

werden sie viel zahlreicher und können sich auch zu größeren Tropfen zusammenballen. Die fraglichen Gebilde (*nd*) sind in den Fig. 34, Taf. XXII, 8 und 2 Taf. XX und 36 Taf. XXIII, zu sehen, bei starker Vergrößerung auf Fig. 35, Taf. XXII. Die letztere Abbildung zeigt auch, daß größere Anschwellungen selbst oft aus mehreren kleineren Tröpfchen sich zusammensetzen. Es handelt sich also jedenfalls um nachträgliche postmortale Zerfallserscheinungen.

Zwischen den einzelnen Meridianen von Nervenfaserbündeln sieht man nicht selten vereinzelte Fasern, die von einem Bündel zu dem benachbarten hinübertreten und in letzterem ihren Weg zur Macula fortsetzen (siehe *ü* in Taf. XX, Fig. 2). Von den Meridianbündeln lösen sich auch feine Fasern ab, die zu den weiter unten zu beschreibenden platten Wimperborstenzellen ziehen und sie innervieren (*nfb* in Fig. 40, Taf. XXIII, 34, Taf. XXII und 36, Taf. XXIII). Auch diese Nervenfasern können Nodositäten (*nd*) aufweisen.

In der Nähe der Macula lösen sich die Meridianzüge in einzelne Fasern auf, die voneinander getrennt zu den Sinneszellen treten (Fig. 8, Taf. XX und Fig. 40, Taf. XXIII).

c. Epithel.

Die wichtigste, nun folgende Schicht, die den Hauptteil der Statocystenwand bildet, ist die Epithelschicht. Sie ist bekanntlich nicht überall gleich, sondern zeigt zwei Abschnitte: die dorsal gelegene, etwa ein Fünftel bis ein Viertel der gesamten Statocystenepithelfläche einnehmende, im wesentlichen aus cylindrischen Zellen aufgebaute Macula statica und die übrige, aus platten Zellen bestehende Partie, die wir der Einfachheit wegen als Antimacula bezeichnen wollen. An ihrer Grenze gehen beide Teile allmählich ineinander über; man findet hier nämlich alle Übergangsstufen zwischen den Zellen der Macula und der Antimacula. Dieser Umstand, sowie andre, weiter unten zu besprechende Gründe, machen es wahrscheinlich, daß die Zellen beider Abschnitte aus derselben Anlage entstanden sind, so daß man berechtigt ist, sie als einander homolog zu betrachten.

Schon die ältesten Beobachter konnten in der Antimacula zweierlei Zellen unterscheiden: die platten, sternförmigen Wimperborstenzellen und die sie umgebenden, ebenfalls platten, indifferenten Zellen. In der Macula können ebenfalls zwei Zellsorten unterschieden werden: die wimpertragenden Sinneszellen und die zwischen ihnen liegenden wimperlosen Stütz- oder Isolierzellen. Alles spricht dafür, daß man die Wimperborstenzellen der Antimacula mit den Sinneszellen der

Macula und die platten Zellen der ersteren mit den Stützzellen der Macula vergleichen darf, so daß trotz aller Verschiedenheiten in Bau und Form und trotz der dadurch bedingten Mannigfaltigkeit der Zellformen in der Epithelschicht der Statocyste (es finden sich hier im ganzen sechs verschieden aussehende Zellarten), man alle Elemente auf zwei Typen reduzieren kann: auf Wimperzellen und indifferente Zellen, wie das für die meisten Sinnesorgane der Wirbellosen und Wirbeltiere bekannt ist.

Ursprünglich, also z. B. bei Larven, wird die Statocyste als eine Blase angelegt, deren epitheliale Wand aus cylindrischen oder kubischen Zellen besteht, unter welchen man vermutlich die beiden Zelltypen unterscheiden kann, bevor eine Scheidung in Macula und Antimacula eingetreten ist; erst später, während der Metamorphose, tritt wahrscheinlich eine Differenzierung der Wimperzellen in Sinneszellen der Macula und in Wimperborstenzellen der Antimacula auf, wobei die ersteren einen ursprünglicheren Charakter beibehalten, während letztere sich stark abplatten und überhaupt eine stärkere Umbildung erfahren.

a. Wimperzellentypus.

In der Macula sind zwei Zellarten dieses Typus vorhanden: erstens die im Centrum der Macula gelegene große sogenannte Centralzelle und zweitens die sie konzentrisch umstehenden sogenannten kleinen Sinneszellen. Letztere sind in großer Anzahl vorhanden und stehen dicht gedrängt in drei, vier bis fünf Kreisen um die Centralstelle; das freie, mit Sinneshaaren besetzte Ende dieser Zellen, wie das der Centralzelle, schaut in das Lumen der Statocyste hinein, während das basale Ende in eine Nervenfaser ausläuft.

1. Die Centralzelle.

Hinsichtlich der Centralzelle (*zz*) verweise ich auf die Figuren 15 und 22, Taf. XXI, welche Totalpräparate eines Teiles der Macula mit der Centralzelle darstellen und zwar die Fig. 15 von der dem Lumen der Statocyste zugekehrten Seite und Fig. 22 von außen gesehen. Weiter sind eine Reihe von Längsschnitten durch diese Zelle auf den Fig. 5, Taf. XX, Fig. 9—11, Taf. XXI und Fig. 19, 23 u. 21, Taf. XXI, dargestellt. Auf der letzteren Figur sieht man, daß die freie Oberfläche der Zelle von einem Häutchen, der sogenannten Crusta (vgl. Pütter 40, S. 50), gebildet wird, die an den Rändern mit der Cuticula der benachbarten Stützzellen in Verbindung steht. Frühere Autoren, auch

CLAUS (12, S. 111), beschrieben hier ein cuticulares Häutchen, das von Poren durchbrochen sein sollte, durch welche die Wimpern hindurchträten. Ich konnte das nicht bestätigen, vielmehr beobachtete ich in der Crusta eine große Anzahl von sich mit Eisenhämatoxylin intensiv färbenden Körnern, den sogenannten Basalkörnchen oder Blepharoplasten, von welchen jedes nach außen mit je einem Sinneshaar, nach innen mit der zugehörigen Wimperwurzel in Verbindung steht. Von solchen Basalkörnchen ist in vertikaler Ebene nur eine Reihe oder Lage vorhanden; der Anschein zweier solcher Reihen auf Fig. 21 rührt daher, daß bei relativer Dicke des ein wenig schiefen Schnittes (5 μ) auch die darunter in derselben Horizontalebene gelegenen Körner mitgesehen werden. Die von den Basalkörnchen ausgehenden, ins Innere des Plasmas eingepflanzten Wimperwurzeln beginnen mit einem dünnen Fädchen, dem sogenannten Zwischenstück (*zw*) (vgl. GURWITSCH 24, S. 64), das allmählich in einen dickeren Faden (*ww*) übergeht. Alle Wimperwurzeln ziehen, zunächst etwas zu einem Bündel konvergierend, bis etwas unter die Hälfte der Zellhöhe, um hier plötzlich zu endigen, so daß es wirklich den Anschein hat, als ob die einzelnen Wimpern in die Zelle eingepflanzt wären; manchmal können sich die Wurzeln fast bis zur Zellbasis erstrecken, wie die Fig. 9 u. 10, Taf. XXI, zeigen und in einem solchen Falle schien es mir sogar, daß sie hier mit knopfartiger Anschwellung endeten; ob das jedoch stets zutrifft, kann ich nicht behaupten. Jedenfalls aber konnte ich nie irgendwelche Beziehungen dieser Wimperwurzeln zu der Nervenfaser konstatieren, eine Behauptung, die RANKE (41, S. 90) aufstellt und die anscheinend auch von CLAUS (12, S. 116), wenn auch in etwas modifizierter Form, geteilt wird. In dem Nervenfortsatz der Zelle trifft man wohl etwas an, was auf Fibrillen hindeutet, wie Fig. 23, Taf. XXI, lehrt, man sieht aber auch ganz deutlich, daß diese feinen Fibrillen (*fbr*) immer zwischen einzelnen, parallel dem Nervenverlauf gerichteten, Wabenreihen, die gerade hier besonders schön zu sehen sind, verlaufen und sich nur auf eine ganz kurze Strecke im Zellleib selbst verfolgen lassen, vielmehr schon sehr bald nach ihrem Eintritt in demselben verschwinden. Das Wahrscheinlichste ist mir daher, daß der ganze Basalapparat nur die Bedeutung eines Widerlagers für die Cilien, hier Sinneshaare, besitzt, also eine rein mechanische Bedeutung hat, nicht eine reizleitende, wie es APÁTHY (1) für die Sinneszellen allgemein annimmt. Allem Anschein nach wird der mechanische Druckreiz, der vom Statolithen mittels der Sinneshaare auf die Zelle ausgeübt wird, im Plasmaleib selbst in nervöse Erregung verarbeitet und von hier aus pflanzt

sich dieselbe in den Nervenfortsatz fort, um in diesem zum nervösen Centrum zu laufen. Damit soll gar nicht behauptet werden, daß auch in der von der Zelle zum Centrum ziehenden Nervenfaser keine fibrillären Differenzierungen vorkommen, im Gegenteil es ist wohl möglich und die Fig. 23, Taf. XXI, scheint es zu bestätigen, daß auch hier, wie sonst, Nervenfibrillen in der Nervenfaser existieren, die, wie es scheint, zu der größeren Vollkommenheit der Erregungsleitung beitragen. Einige Autoren schreiben ihnen bekanntlich nur eine stützende Funktion zu, während das eigentlich Leitende nach ihnen das dieselben umgebende Plasma wäre. So viel über die feineren histologischen Details im Bau der Centralzelle und über ihre funktionelle Bedeutung als reizrezeptierendes Organ.

Die der Hüllkapsel aufliegende Basis der Centralzelle bildet meist eine kleine, schon von CLAUS (12) beschriebene, hügelartige Vorwölbung. Der große Kern, der gewöhnlich einen Nucleolus enthält, liegt in der Nähe des Abganges des Nervenfortsatzes und ist bald rund (Taf. XXI, Fig. 9), bald mehr länglich-oval (Taf. XXI, Fig. 23).

RETZIUS (43) gab an, daß bei vitaler Methylenblaufärbung diese Centralzelle im Gegensatz zu den übrigen Sinneszellen sich nicht färbe; ich kann diese Angabe nicht bestätigen, denn ich fand stets, daß sie sich samt ihrem Nervenausläufer, ebenso blau färbte wie die umstehenden kleinen Sinneszellen und ihre Nervenfortsätze (Taf. XX, Fig. 8). Allerdings waren alle diese Gebilde diffus blau gefärbt. Ich vermochte also hier keine elektiv gefärbten Neurofibrillen nachzuweisen, und doch war die Färbung nur für die Sinneszellen charakteristisch, denn die Stützzellen, wie auch die Wimperborsten- und Pflasterzellen der Antimacula blieben dabei ganz farblos. Beim Absterben färbte sich natürlich alles.

2. Die kleinen Sinneszellen.

Die sogenannten kleinen Sinneszellen besitzen, wie oben hervorgehoben, prinzipiell den Bau der eben beschriebenen Centralzelle: auch hier trifft man Basalkörnchen und Wimperwurzeln, aber in bedeutend geringerer Anzahl. Die Wurzeln sind in der Nähe der Basalkörnchen dünn und stellen hier gewissermaßen ein Zwischenstück (*zw*) dar; in ihrem weiteren Verlaufe zelleinwärts schwellen sie etwas an (*ww*), um dann wieder in der Dicke ein wenig abzunehmen, so daß jede solche Wurzel als eine schmal ausgezogene Spindel erscheint (Taf. XXI, Fig. 18). Der ganze Basalapparat der Zelle bildet meist einen Kegel, dessen Spitze im Innern der Zelle liegt; allerdings ist dieser Kegel

selten so regelmäßig und gerade wie in Fig. 18, und zwar kommt das nur in solchen Zellen vor, die der Centralzelle am nächsten stehen; in den meisten Zellen ist der Kegel an seiner inneren Spitze gekrümmt, so daß letztere in der Richtung zum Kern, der stets basalwärts als ein Bläschen mit einem oder zwei Nucleoli liegt, ausgezogen ist (Fig. 5, Taf. XX, Fig. 14 u. 16, Taf. XXI), ohne jedoch mit demselben zusammenzuhängen, wie es z. B. für die Geißeln der Kragenzellen bei Spongien angegeben wird (vgl. Pütter 40, S. 63). In der Kegelspitze scheinen nicht alle Wurzeln zu verschmelzen, wie es z. B. für *Anodonta* behauptet wird (vgl. K. C. Schneider 44, Fig. 25), sondern man kann hier zwei, drei und zuweilen noch mehr diskrete Fäden unterscheiden. Von Varicositäten, den sogenannten Bendaschen Mitochondrien (siehe Gurwitsch 24, S. 70), konnte ich im Verlauf der Fäden nichts sehen, vielmehr waren sie stets ganz glatt.

Auch hier bei den kleinen Maculazellen konnte ich nie irgendwelchen Zusammenhang der Wimperwurzeln mit dem Nervenfortsatz konstatieren. Letzterer besitzt meist bald nach seinem Abgang von der Sinneszelle zwei oder auch drei Anschwellungen (Fig. 8, Taf. XX), die, bei stärkeren Vergrößerungen betrachtet, aus einer Anzahl von Kügelchen (*nd*) bestehend sich erweisen (Fig. 35, Taf. XXII), was darauf schließen läßt, daß es sich um postmortale Erscheinungen handelt, wie ich es schon oben (Seite 351) näher erläutert habe.

Das Verhalten und die Anordnung der Sinneshaare ist in mancher Hinsicht eigentümlich und bemerkenswert: von den Basalkörnchen steigen sie (Fig. 18, Taf. XXI) eine kleine Strecke schief aufwärts gegen die Mitte, wie in eine Gallerte eingebettet (*up*); dann richten sie sich alle senkrecht zur freien Zelloberfläche auf und bilden eine cylindrische Platte (*zp*), in welcher man die einzelnen Haare doch gut unterscheiden kann und die wohl dadurch zustande kommt, daß hier die Haare durch irgendwelche Substanz miteinander verkittet werden; ob sie eine Art Bürstenbesatz (siehe Gurwitsch 24, S. 67) darstellt, ist zweifelhaft. Interessanterweise besitzt die Platte genau in ihrer Längsachse einen Hohlraum (*o*), der auf dem Querschnitt wie ein Loch in deren Mitte erscheint (Fig. 20, Taf. XXI); es fehlen also an dieser Stelle die Sinneshaare; welche Bedeutung diese Lücke hat, vermag ich nicht zu vermuten, denn soviel mir bekannt wurde nie etwas ähnliches an Wimper- oder Sinneszellen beschrieben. Auf die Platte (*zp*) folgt schließlich noch ein letzter Abschnitt des Haarbüschels (*fr*), und zwar ragen hier die Härchenenden frei ins Lumen der Statocyste, sind also nicht zusammengeklebt, so daß jedes von der Statolymphe allseitig bespült

wird. Entgegen Ranke (41, S. 90) konnte auch ich, ebensowenig wie Claus (12, S. 116), knopfartige Verdickungen der freien Enden der Sinneshaare wahrnehmen.

Während nun aber bis jetzt immer betont wurde, daß die Sinneshaare starr seien, kann ich mitteilen, daß es mir bei sorgfältiger Beobachtung glückte, an lebenden Statocysten festzustellen, daß, obgleich die beiden unteren Abschnitte des Wimperbüschels tatsächlich starr zu sein scheinen, die freien, blässeren Enden (*fr*) der Sinneshaare schnelle Schwingungen ausführen, wenn auch sehr schwache und kaum merkbare. Dieser Umstand liefert, meiner Meinung nach, einen weiteren Beweis dafür, daß die Sinneszellen echte Wimperzellen sind, bei welchen die Wimperhaare eine besondere Funktion, die der Sinneshaare, erlangt haben. Wie bemerkt, sind die Schwingungsamplituden dieser Sinneshaare, die man besser Sinneswimpern nennen könnte, allerdings recht klein, so daß es nicht völlig ausgeschlossen erscheint, daß die Schwingungen nur passiv, durch Strömungen in der Statolymphe, die, wie wir weiter unten sehen werden, da sind, verursacht werden, wenn auch die Schnelligkeit dieser Schwingungen gegen eine solche Auffassung sprechen würde. Dasselbe Verhalten glaube ich auch an den Sinneswimpern der Centralzelle beobachtet zu haben, obgleich nicht so sicher wie bei den kleinen Sinneszellen. Übrigens ist diese Tatsache nicht alleinstehend: denn bei Cyclostomen sollen die Sinneshaare im Gehörorgan ebenfalls noch beweglich sein (Pütter 40, S. 78).

3. Wimperborstenzellen.

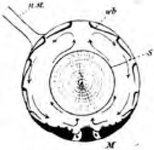
Wenn wir uns nun zu den Repräsentanten des Wimperzellentypus in der Antimacula wenden, zu den sogenannten Polster- oder Wimperborstenzellen, so fällt zunächst ihre platte sternförmige Gestalt auf, sowie stärker färbbares Protoplasma, das dichter ist, als das der umgebenden Pflasterzellen. Allerdings trifft man unter diesen großen Zellen zuweilen auch kleinere mit weniger Ausläufern, die aber im allgemeinen denselben Bau aufweisen (siehe die Zelle bei * in Fig. 25, Taf. XXII und Fig. 36, Taf. XXIII); letztere haben meist eine viereckige oder rhombische Gestalt. Die meist zu acht bis zehn vorhandenen Ausläufer der großen Zellen stehen meist mit ebensolchen Fortsätzen benachbarter Zellen in Verbindung (Fig. 1, Taf. XX, Fig. 36 u. 40, Taf. XXIII, Fig. 25, Taf. XXII), manchmal endigen sie aber auch frei (*fe* in Fig. 36, Taf. XXIII). Jede Zelle besitzt aber außerdem noch einen Ausläufer, der sich in eine Nervenfaser fortsetzt, die zu den Meridianbündeln tritt und bis in den Nerv. staticus sich verfolgen läßt (*nfb*

in Fig. 36, Taf. XXIII und Fig. 34, Taf. XXII). Die Nervenfasern der Zellen, welche der Nervenzutrittsstelle zunächst liegen, gehen direkt in den Nerv. staticus über (*nfb* in Fig. 1, Taf. XX und Fig. 40, Taf. XXIII). Daß auch diese großen Sternzellen innerviert werden, hatte schon Boll (9, S. 80) behauptet, Claus (12, S. 110) dagegen geleugnet. Wie aus den eben angeführten Figuren ersichtlich ist, kann es nun keinem Zweifel mehr unterliegen, daß auch diese Zellen mit Nervenfasern verbunden sind. Auch in diesen, im allgemeinen ziemlich feinen Nervenfasern kann man Nodositäten auftreten sehen (*nd* in Fig. 34, Taf. XXII und Fig. 36, Taf. XXIII), welche wahrscheinlich ebenfalls als postmortale Zerfallserscheinungen zu betrachten sind. Dagegen konnte ich weder an den Fasern noch an den Zellen selbst eine vitale Methylenblaufärbung erzielen; meist traten dabei in einer jeden solchen Zelle intensiv blau gefärbte Körner, speziell in der Nähe der Wimperbüschelbasis auf, deren Zahl und Größe mit dem Absterben des Objektes zunahm. An solchen blauen Punktanhäufungen konnte man die Stellen der Polsterzellen leicht erkennen (*pr* in Fig. 8, Taf. XX), während die Grenzen der Zellen nicht zu unterscheiden waren.

Wenn man eine solche Wimperborstenzelle von der Fläche genauer betrachtet, so sieht man in ihr zwei scharf umschriebene Gebilde, einerseits einen platten, mit einem oder zwei Nucleoli versehenen Kern (*k*), von meist mehr oder weniger ovaler (Fig. 26 u. 35, Taf. XXII) oder auch schwach gekrümmten Form, dessen konkave Seite gegen das zweite Gebilde, nämlich die Wimperplatte oder das Wimperpolster schaut (*pr* in Fig. 25, Taf. XXII und Fig. 36, Taf. XXIII). Von letzterem entspringen die langen und ziemlich dicken Wimperborsten (*wb* in Fig. 27, Taf. XXII), deren Länge zuweilen die Hälfte des Radius der Statocyste und mehr erreichen kann. Wie schon Ranke (41, S. 81) hervorhob, haben durchaus nicht alle Wimperborstenzellen gleich lange Cilienbüschel, sondern die längsten Cilien besitzen diejenigen unter ihnen, die genau an dem der Macula entgegengesetzten Pol der Statocyste, also etwas lateralwärts vom Nervenzutritt, sich befinden; von dieser Stelle aus werden die Büschel nach allen Seiten gegen die Macula zu immer kleiner, so daß, wenn die Büschel alle aufgerichtet sind und man ideell ihre Enden miteinander verbindet, man eine Kugeloberfläche bekommt, deren Mittelpunkt exzentrisch vom Centrum der Statocyste, und zwar der Macula genähert, liegt. Tatsächlich kann man sehr schön beobachten, wie Ranke (41, S. 81) es schon beschrieben hat, daß beim Aufrichten der Cilien der Statolith gegen die Macula

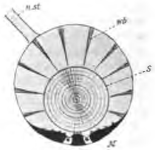
hingestoßen wird und durch dieselben in dieser excentrischen Lage festgehalten wird, wie aus Textfig. 5 ersichtlich, während er in der Ruhe im Centrum der Statocyste in fortwährender, zitternd rotierender Bewegung schwebt: Textfig. 4.

Jedes der Wimperbüschel besitzt im optischen Durchschnitt eine länglichovale Form (*wb* in Fig. 39, Taf. XXIII) und setzt sich aus zahlreichen, langen Cilien zusammen, die jedoch miteinander nicht verklebt sind, sondern einfach zusammenhalten; die einzelnen Cilien



Textfig. 4.

Lage des Statolithen und der Wimperbüschel in der Ruhelage. *M*, Macula; *n.st*, Nervus staticus; *S*, Statolith; *wb*, Wimperbüschel. Die Pfeile geben die Richtung der Strömungen in der Statolymphe an, durch welche der Statolith in derselben schwebend erhalten wird.



Textfig. 5.

Lage des Statolithen und der Wimperbüschel beim Aufrichten der letzteren. Bezeichnung wie in Fig. 4.

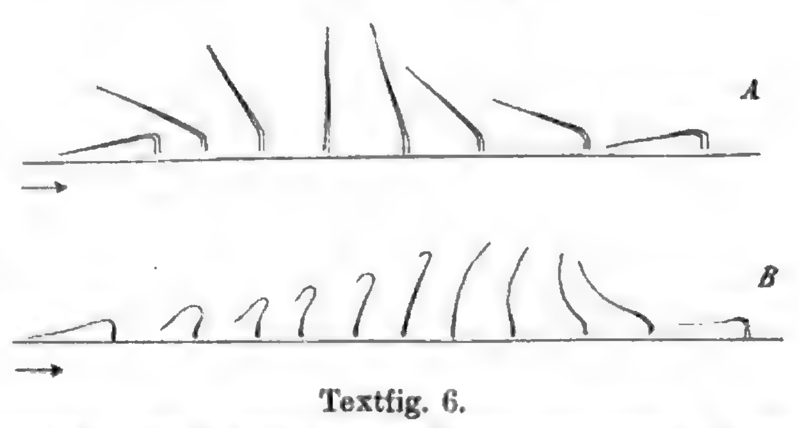
laufen spitz zu, sind stark lichtbrechend und lassen weder einen Achsenfaden noch andre Strukturen erkennen, erscheinen vielmehr ganz homogen; ein elastischer Achsenfaden dürfte ihnen jedoch nicht abzusprechen sein, wie es sich weiter unten aus ihrer Funktion ergeben wird.

Wenn die Cilienbüschel nicht aufgerichtet sind, sondern der Epithelwand anliegen, so sind sie an ihrer Basis in der Weise gebogen, daß die konvexe Seite der Biegung dem antimaculären Pol zugewendet ist, daß also die freien Cilienenden in der Richtung gegen die Macula gerichtet sind; dabei kann man ein leises Zittern des gebogenen Teiles der Cilie wahrnehmen, nicht nur ihres freien Endes, wie Leuckart (35, zitiert nach Ranke 41, S. 84) angegeben hat. Die so gebogene Lage ist, wie mir scheint, nicht die Ruhestellung, für welche sie von allen Autoren bis jetzt gehalten wurde, sondern die tätige; das geht schon aus dem leisen Zittern der Cilien in dieser Stellung klar hervor und

Digitized by Google

wird noch dadurch bestätigt, daß man bei nicht fixierten, sondern allmählich abgestorbenen Statocysten die Cilien aufgerichtet findet. An fixiertem Material kommen beiderlei Stellungen vor, je nachdem sie in der einen oder andern Lage vom Tode überrascht wurden. Für meine Auffassung spricht auch eine Beobachtung, die ich machen konnte, wenn ich die lebende Statocyste mit Präpariernadeln zerzupfte und zerklopfte: es gelang dabei manchmal den Wimperbusch samt dem Polster von der Zelle isoliert zu erhalten; dann waren die Cilien immer aufgerichtet und führten keine aktiven Bewegungen mehr aus: sie sind also beim Aufhören der Kontraktionen vermöge ihrer Elastizität, deren Sitz man sich in einem eventuellen Achsenfaden denken kann, in die aufgerichtete Ruhestellung gelangt.

Im allgemeinen machen diese Cilien, im Wimperbusch vereint, einen ziemlich starren Eindruck, bei ihrem Aufrichten hat es den Anschein, als ob die aktive Bewegung dabei allein an der oben erwähnten Biegungsstelle wie in einem Gelenk erfolge (Textfig. 6*A*). Zuweilen kann man aber an absterbenden Statocysten beobachten, daß einzelne Cilien sich aus dem Verband mit den andern desselben Büschels loslösen (der Zusammenhang mit dem Polster bleibt dabei erhalten), und während der übrige Teil des Büschels in der liegenden Stellung verweilt, führen die ersteren für sich allein peitschenförmige Schwingungen aus. Dabei tritt deutlich hervor, daß jede Cilie durchaus nicht starr ist, sondern sich genau so verhält, wie die meisten Ciliengebilde überhaupt. Die einzelnen Phasen des Aufrichtens einer solchen isolierten Polsterzellen-Cilie, wie ich sie in solchem Fall beobachten konnte, sind auf der Textfig. 6 *B* dargestellt.



Textfig. 6.

Schemata des Wimperschlags bei Wimperborstenzellen. *A*, des zusammenhängenden Wimperborstenbüschels; *B*, einer einzelnen Cilie, die sich vom Zusammenhang mit andern losgetrennt hat.

Dicht über dem Polster und kaum von demselben geschieden, finden wir eine Lage stark färbbarer Basalkörnchen (*bk* in Fig. 30, 31, 32, Taf. XXII), von welchen jedes mit einer Cilie in Zusammenhang steht; sie sind auch in lebendigen Zellen als stark lichtbrechende Körnchen an der Basis der Cilien zu sehen.

Digitized by Google

Das schon öfters erwähnte, unterhalb der Basalkörnchen liegende Polster besteht aus einem dichteren Protoplasma von wabig-alveolärem Bau, wie in Fig. 31, Taf. XXII, besonders schön zu sehen ist (*pr*), und färbt sich mit Eisenhämatoxylin viel dunkler als das übrige Plasma (Fig. 26, 27, 32, 34, Taf. XXII). Im Umkreis des Polsters kann man zuweilen einen helleren Hof bemerken (*hh* in Fig. 25, 26, 31, 33, 35, Taf. XXII), in dessen Bereich auch der Zellkern einbezogen erscheinen kann (Fig. 25). Dieser Hof scheint aus flüssigerem Protoplasma zu bestehen; manchmal waren darin auch einzelne Lacunen oder Vacuolen zu unterscheiden (Fig. 26, Taf. XXII); ich muß allerdings bemerken, daß ich an andern Präparaten, wie auch an lebenden Zellen nichts von dem Hof gesehen habe, so daß es nicht ganz ausgeschlossen ist, daß es sich hier um ein durch Präparation bedingtes Schrumpfungsgebilde handelt.

Für die Bedeutung des hypobasalen Polsters ist bemerkenswert, daß man derartiges gelegentlich auch bei andern Wimperzellen, so in den Zellen des Nebenhodens der Maus (siehe Pütter 40, S. 61), getroffen hat und von manchen Autoren, wie z. B. Fuchs (ibid.), wurde es als Ersatz für die hier fehlenden Wimperwurzeln angesehen; letztere wie ersteres sollten als eine Stütze, als Widerlager für die Cilien dienen, denn für das Schlagen der Wimpern selbst sind nach den Untersuchungen von Vignon (nach Pütter 40, S. 47) weder die Basalkörnchen noch die Wimperwurzeln unbedingt notwendig. Nun ist es aber interessant, daß in unsern Wimperborstenzellen neben dem erwähnten Polster noch andre, basalwärts von demselben ziehende, intracelluläre Bildungen sich vorfinden, die, wie wir weiter unten sehen werden, nichts andres als die für die meisten Wimperzellen charakteristischen Wimperwurzeln sind. Ich konnte sie mit der Apáthyschen Vorvergoldungsmethode[1] (Fig. 36, Taf. XXIII), aber auch mit Eisenhämatoxylin nach Flemmingscher (*ll* in Fig. 30, 32, 34, Taf. XXII) oder Hermannscher (Fig. 25 u. 26, Taf. XXII) Fixierung nachweisen. Man sieht nämlich im Plasmaleib dieser Zellen von dem Wimperpolster (*pr*) aus nach allen Seiten Fibrillen ausstrahlen, die oft auch schon mit gewöhnlichen Färbungsmitteln als feine Streifung (Fig. 27, Taf. XXII) zu erkennen sind, mit den erwähnten zwei Methoden aber als intensiv dunkle, bisweilen schwarz gefärbte Gebilde (*ll* und *vf*) erscheinen. Daß es wirklich intracelluläre Bildungen und nicht etwa vom Deckglas flachgedrückte Cilien sind, kann an Totalpräparaten daraus geschlossen

[1] Siehe Methodik S. 345.

werden, daß, wenn man eine solche Zelle von ihrer basalen Fläche aus betrachtet, man zunächst diese Fäden wahrnimmt (Fig. 37, Taf. XXIII), besonders schön diejenigen, die über dem Kern (*k*) hinziehen. Wenn man nun den Tubus des Mikroskops etwas senkt, so verschwinden die Fibrillen über dem Kerne, dafür treten nun die Umrisse des letzteren viel schärfer hervor (Fig. 38), ein Beweis dafür, daß die gesehenen Fibrillen zwischen dem Kern und der Zellbasis, also intracellulär verlaufen. Wenn man den Tubus weiter senkt, so verschwimmen die Umrisse der beobachteten Zelle, der Brennpunkt des Systems liegt jetzt also im Lumen der Statocyste, während man im optischen Querschnitt den in dasselbe hineinragenden Wimperbusch bemerkt (*wb* in Fig. 39, Taf. XXIII). Auch an Schief- und Sagittalschnitten durch diese Zellen (Fig. 28 u. 30, Taf. XXII) beobachtet man sehr schön, wie die Fibrillen im Plasmaleib von dem Wimperpolster basal- und peripheriewärts ziehen, wobei die Stellen, wo sie durchschnitten worden sind, als intensiver gefärbte Punkte erscheinen (*q* in Fig. 28, Taf. XXII).

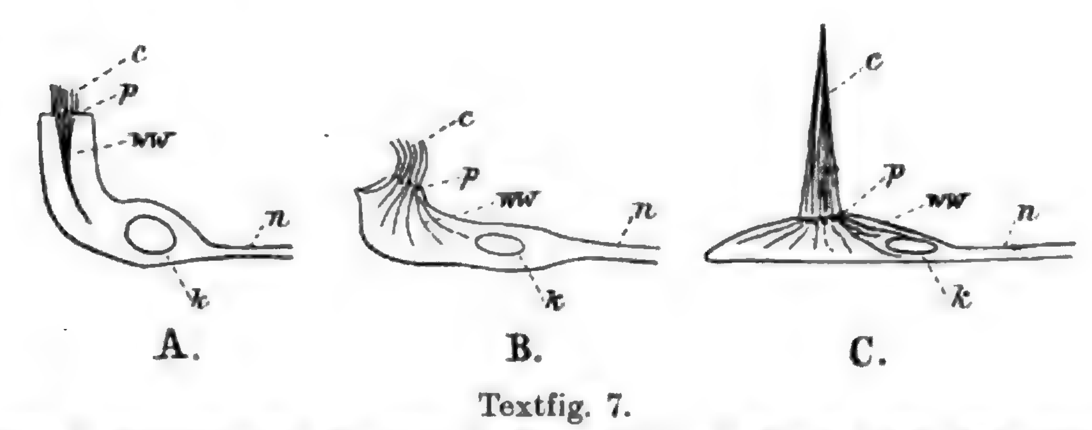
Unter diesen vom Polster ausstrahlenden Fibrillen kann man zweierlei Arten erkennen: einmal feinere und in größerer Anzahl vorhandene (*ff*), ferner etwas stärkere und längere (*vf*), die sich bis in die Ausläufer der Zelle fortsetzen (Fig. 31 u. 33, Taf. XXII) und von da, wie es scheint, in mit letzteren zusammenhängende ebensolche Fortsätze benachbarter Wimperborstenzellen übergehen (Fig. 36, Taf. XXIII); auch in die frei endigenden Fortsätze können sie eintreten (*fe* in Fig. 36, Taf. XXIII). Manchmal waren an diesen stärkeren Fibrillen auch knotenförmige Anschwellungen (Fig. 30, Taf. XXII) und einmal sogar ein geschlängelter Verlauf in einem Zellfortsatze wahrzunehmen (Fig. 32, Taf. XXII). Trotz dieses Befundes halte ich es für unwahrscheinlich, daß es sich hier um contractile Gebilde handeln sollte, wie sie z. B. von W. Polowzowa (39) in den Flimmerepithelzellen der Pharynxtasche von *Lumbricus* beschrieben worden sind. Diese Forscherin wies nach, daß in den erwähnten Zellen Fäden vorhanden sind, die im Ruhezustand geschlängelt verlaufen, um bei Reizung sich zu geradlinigen Fasern zu kontrahieren; sie vergleicht mit diesen Fäden den bekannten Wimperwurzelkegel von *Anodonta* und ähnliche Bildungen andrer Flimmerzellen und hält auch letztere Gebilde für contractil, sich auf den von Apáthy (1) angeblich nachgewiesenen Nichtzusammenhang dieser Fibrillen mit Basalkörnchen und Cilien stützend.

Interessanterweise treten die beschriebenen Fasern in den Wimperborstenzellen gerade in die Nervenausläufer der Zellen nicht ein, was jedenfalls für einige Fälle ganz sicher feststeht (*nfb* in der Zelle bei †

in Fig. 36, Taf. XXIII), auch findet man sie gelegentlich in den frei endigenden Ausläufern der Zellen (*fe* in Fig. 36, Taf. XXIII), so daß es wahrscheinlich wird, daß allen diesen Gebilden keine nervöse, erregungsleitende Funktion, wie es Apáthy (1) für den Fibrillenconus der *Anodonta* annimmt, sondern viel eher eine Stützfunktion zukommt, und zwar dienen sie allem Anschein nach als Stützapparat für das Wimperpolster und die darauf stehenden Cilien.

Diese Fibrillen einerseits und die Wimpern anderseits stehen mit zahlreichen Basalkörnern über dem Wimperpolster in Zusammenhang, so daß es mir berechtigt erscheint, sie mit den Wimperwurzeln der Sinneszellen der Macula in genetischen Zusammenhang zu bringen und sie für nichts andres als für den eigentümlich umgebildeten Basalapparat der gewöhnlichen Wimperzellen zu halten. Dadurch gewinnt die Vermutung, daß auch diese Sternzellen der Antimacula in dieselbe Kategorie der Wimperzellen, wie auch die Sinneszellen der Macula, gehören, daß beide Zellarten einander homolog sind, an Wahrscheinlichkeit.

Diese Vermutung wird aber noch verstärkt durch das Vorhandensein an der Grenze beider Regionen des Statocystenepithels von Zellen, die Übergangsformen zwischen beiden Zellarten darstellen, wie es aus der Fig. 29, Taf. XXII, näher ersichtlich ist. Man sieht hier links eine Zelle, die noch im allgemeinen sehr an die äußersten Sinneszellen der Macula erinnert, aber in manchen Hinsichten auch schon die Charaktere



Textfig. 7.

Schema zur Erläuterung der Homologie der Sinneszellen in der Macula und der Wimperborstenzellen in der Antimacula. *A*, kleine Sinneszelle; *B*, Übergangsform an der Grenze beider Regionen; *C*, Wimperborstenzelle; *c*, Cilien; *k*, Kern; *n*, Nervenfortsatz; *p*, Wimperplatte; *ww*, Wimperwurzeln.

der Wimperborstenzellen besitzt; so ist hier z. B. die Länge und Beweglichkeit der Wimperhaare größer als bei Sinneszellen, die Wimperplatte ist auf einen kleinen Teil der freien Zelloberfläche beschränkt, wie es für die Wimperborstenzellen eigentümlich ist, auch sieht man schon die Ausstrahlung, Divergenz der Wimperwurzeln, nicht Convergenz,

Digitized by Google

wie bei Sinneszellen angedeutet. Die genetischen Beziehungen zwischen den beiden Zellarten sind auf dem beigefügten Schema (Textfig. 7) erläutert.

4. Zusammenfassung der Hauptmerkmale des Wimperzellentypus.

Wenn wir nun die gemeinsamen Merkmale der drei beschriebenen Zellarten, der Centralzelle, der kleinen Sinneszellen der Macula und der Wimperborstenzellen der Antimacula kurz zusammenfassen, so finden wir erstens, daß ihnen allen die mehr oder weniger beweglichen Cilien eigentümlich sind, daß zweitens in Zusammenhang mit diesen Cilien und zu deren Stütze bei allen drei Zellarten intracelluläre Fäden mit Basalkörnchen vorkommen, die natürlich entsprechend den verschiedenen Formen und Funktionen der Zellen etwas verschiedene Ausbildungen erlangt haben. Alle diese Eigentümlichkeiten sind für Wimperzellen charakteristisch, weswegen die beschriebenen Zellen diesem histologischen Typus zuzurechnen sind.

Als weiteres gemeinsames Merkmal der drei Zellarten wäre die Verbindung mit Nervenfasern zu bezeichnen. Allerdings ist ein Nervenfortsatz wohl nicht allgemein für ursprüngliche Wimperzellen charakteristisch; es wäre aber möglich, daß es sich hier um eine spätere sekundäre Erwerbung handelt, was im Einklang damit stünde, daß die Sinneszellen überhaupt sich allem Anschein nach von Wimperzellen onto- wie phylogenetisch ableiten lassen. Die sekundäre genetische Bedeutung dieses Nervenausläufers geht noch daraus hervor, daß derselbe im Laufe der Entwicklung und Differenzierung bei verschiedenen Zellen verschiedene Funktionen erlangt hat: so leitet er bei den Sinneszellen der Macula centripetal, bei den Wimperborstenzellen der Antimacula dagegen allem Anschein nach centrifugal; bei den ersteren ist er sensibel, bei den letzteren motorisch. Der vermutete physiologische Unterschied beider Nervenfortsätze wird auch durch ihr verschiedenes Verhalten bei der vitalen Methylenblaufärbung bekräftigt: während die zur Macula tretenden Nervenfasern intensiv blau gefärbt werden, bleiben die feinen Nervenausläufer der Wimperborstenzellen ganz farblos (siehe S. 357). Eine motorische Innervation der Flimmerzellen ist auch in andern Fällen bekannt: so werden z. B. die Wimperringe bei Anneliden und ihren Larven ebenfalls innerviert (PÜTTER 40, S. 67).

Digitized by Google

b. Typus der indifferenten Zellen.

Ich gehe nun zur Betrachtung einer andern Kategorie von Zellen über, die das zweite konstante Element in unserm, wie in fast jedem, Sinnesepithel darstellen, nämlich zu den sogenannten indifferenten oder Stützzellen. Entsprechend der verschiedenen Beschaffenheit der Regionen der Statocyste, die ihren Ausdruck in der Verschiedenheit der Wimperzellen findet, kann man auch eine Differenzierung der Stützzellen in drei Arten wahrnehmen: zwei in der Macula und eine in der Antimacula.

1. Pericentrale Stützzellen der Macula.

Es sind dies vier große Zellen, die die sensible Centralzelle unmittelbar und allseitig umgeben (*pzz* in Fig. 15, Taf. XXI). Sie bilden um dieselbe einen hellen Hof, den man schon mit der Lupe erkennt. Ihre freie, dem Statocystenlumen zugewandte Fläche ist mit einer ziemlich starken Cuticula (*cu*) bekleidet, die wie eine Platte aussieht; die vier Cuticularplatten der Zellen stoßen aneinander und ebenso an die Centralzelle und erlangen dadurch einen polygonalen Umriß. Unmittelbar unter dieser Cuticula liegt eine größere Protoplasmamasse, welche auch den meist runden Kern beherbergt (Fig. 15 u. 19, Taf. XXI, Fig. 5, Taf. XX); von dieser ziehen nach unten zu der Hüllkapsel sowie peripher zu und zwischen die kleinen Sinneszellen eine ganze Menge plasmatischer Ausläufer (*l*), welche sich äußerst mannigfach verzweigen und durchkreuzen (Fig. 11, 12, 15, 17, 19, 22, Taf. XXI und Fig. 5, Taf. XX). Die zwischen den Ausläufern liegenden Lücken (besonders groß z. B. bei * in Fig. 17, Taf. XXI) sind mit Flüssigkeit erfüllt, die allem Anschein nach nicht außerhalb der Zellen liegt, sondern einen Teil derselben ausmacht, so daß diese Zellen sehr wahrscheinlich einen noctilucaähnlichen oder pflanzenzellenartigen Bau besitzen. Vermutlich steht die starke Vacuolisation des Zellleibes in engster Beziehung zu der Funktion dieser Zellen, die man sich als stützende oder auch vielleicht als isolierende vorstellen könnte; in ersterem Fall könnte die Zellflüssigkeit, die wohl wie bei ähnlich aussehenden Pflanzenzellen turgesziert, den Zellen die Eigenschaften praller Gebilde verleihen, wie sie sich zur Stütze der Sinneszellen eignen. Auch anderswo im Tierreich trifft man ähnliche, stark vacuolisierte Zellen an, deren Bedeutung ganz sicher in einer stützenden Funktion liegt: nämlich in den Tentakeln der Hydroidpolypen wird deren solide Achse durch eine Reihe Entodermzellen eingenommen, deren Bau mit dem

Digitized by Google

geschilderten pflanzenzellenartigen bei den erwähnten Stützzellen völlig übereinstimmt. Im zweiten Fall könnte man sich vielleicht denken, daß die Flüssigkeit nicht reizleitend ist und deshalb die Sinneszellen voneinander isoliert hält. Auch könnten beide Möglichkeiten vereint sein, so daß den Zellen eine stützende und isolierende Funktion zugleich zukäme.

In einigen der stärkeren Plasmaausläufer kann man ziemlich dicke, mit Eisenhämatoxylin sich intensiv schwarz färbende Fädchen sehen, die sich einerseits anscheinend an der Cuticularplatte der Zelle anheften, anderseits aber in die Hüllkapsel übergehen (*ef* in Fig. 13, 14, 16, 17 und Fig. 23, Taf. XXI). Sie ziehen somit von lateral außen median nach innen und gehen in der Nähe des Randes der Centralzelle in die Cuticula über. Es sind dies, wie es scheint, ebenfalls cuticulare, straffe, vielleicht elastische Gebilde, jedenfalls sind sie nicht contractil (die Zellen werden ja nicht innerviert). Ihre Aufgabe besteht vermutlich darin, den Zug, den sie durch Spannung der Kapselwand durch Muskelzüge erfahren, auf die Ränder der Centralzelle zu übertragen; dadurch wird die freie Oberfläche der Centralzelle stärker gespannt, was vielleicht zu größerer Reizempfindlichkeit beiträgt.

2. Die kleinen Stützzellen der Macula.

Die zwischen den kleinen Sinneszellen sich befindenden Stützzellen (*stz* in Fig. 12 u. 16, Taf. XXI) sind im allgemeinen ähnlich gebaut wie die vier Pericentralzellen. Das Hauptmerkmal bildet auch hier eine starke Vacuolisation; der Kern (*k*) liegt gleichfalls in einer Plasmaansammlung (Fig. 24, Taf. XXI), von der allseitig Fortsätze ausstrahlen, von denen einige zur Hüllkapsel ziehen, während andre die kleinen Sinneszellen (*sz*) umspinnen. In den Lücken dieser Plasmastränge ist Flüssigkeit, die eine jede Sinneszelle allseitig umgibt, so daß letztere Zellen sich niemals berühren, sondern voneinander vollkommen isoliert sind, was auf dem Tangentialschnitt (Fig. 24, Taf. XXI) schön zu sehen ist. Der kompakte Kern ist meist länglich bis stabförmig (Fig. 16, Taf. XXI); seine Längsachse ist der Achse der anliegenden Sinneszellen parallel. Die Kerne der mehr peripher vom Maculacentrum liegenden Zellen rücken näher an die Hüllkapsel, während in den centraleren Zellen der Kern samt der Plasmaansammlung noch ziemlich nahe an der inneren Oberfläche, unter der Cuticula sich findet (Fig. 5, Taf. XX).

Die Zahl dieser Stützzellen ist relativ klein, jedenfalls geringer als die der Sinneszellen (Fig. 15 u. 17, Taf. XXI, Fig. 5, Taf. XX),

indem jede Isolierzelle mit ihren Ausläufern mehrere Sinneszellen umspinnt (Fig. 24, Taf. XXI). Dieses Zahl- und Lageverhältnis zwischen Sinnes- und Stützzellen in der Macula findet sein Gegenstück in der Antimacula; hier sind nämlich umgekehrt die Stützzellen bedeutend zahlreicher als die von ihnen umschlossenen Wimperborstenzellen, so daß eine jede der letzteren von sechs bis acht Stützzellen umgeben wird (Fig. 25, Tafel XXII, Fig. 36 u. 40, Taf. XXIII).

3. Pflasterzellen der Antimacula.

Die eben erwähnten indifferenten Zellen der Antimacula, welche wegen ihrer flachen Gestalt auch als Platten- oder Pflasterzellen bezeichnet wurden, besitzen gleichfalls ein ziemlich dünnflüssiges Protoplasma, das sich von dem kompakteren, stärker färbbaren der Wimperborstenzellen scharf unterscheidet (Fig. 25, Taf. XXII). Die Grenzen der Pflasterzellen können meist nur daran erkannt werden, daß zwischen ihnen immer die Fortsätze der sternförmigen Wimperborstenzellen verlaufen. Der Kern (*k*) ist dagegen stets scharf umschrieben, meist rund bis oval (Fig. 35, Taf. XXII), zuweilen auch unregelmäßiger, mit reichem Chromatinnetz und eingesprengten größeren Körnern, die vielleicht Nucleolen entsprechen (Fig. 26, Taf. XXII).

4. Zusammenfassung der Hauptmerkmale des Stützzellentypus.

Aus dem obigen geht hervor, daß die drei beschriebenen Zellarten: die vier pericentralen, die kleinen Stützzellen der Macula, sowie die Pflasterzellen der Antimacula, homologe Gebilde sind. Allen kommt die Vacuolisation des Protoplasmas zu, fehlen die Cilien und der Nervenfortsatz.

d. Statolymphe.

Diese Flüssigkeit, die das Lumen der Statocyste ausfüllt, ist farblos und enthält wohl ein wenig Eiweiß, denn nach dem Fixieren trifft man auf Schnitten im Hohlraum der Statocyste gewöhnlich ein feines Coagulum.

Um diese Statolymphe etwas näher studieren zu können, bediente ich mich folgender Methode: einige isolierte frische Statocysten wurden mittels einer Pinzette in die Luft gehoben und dann in einen Tropfen Öl (ich nahm dazu Zedernholzöl) auf dem Objektträger gebracht, hierin mit Präpariernadeln vorsichtig zerdrückt und die Wandreste entfernt, so daß im Öl nur einige Tröpfchen der Statolymphe

Digitized by Google

verblieben. Aus der Form und Beschaffenheit dieser Tröpfchen folgte deutlich, daß es sich nicht um Gallerte, sondern um eine wirkliche tropfbare Flüssigkeit handelt. Beim Erhitzen über einer kleinen Flamme trübten sich diese Tröpfchen etwas, was vielleicht auf Coagulation des darin enthaltenen Eiweißes (?) beruht. Als ich nun zu den Tröpfchen Schwefelsäure hinzusetzte und etwas erwärmte um das Ca als Calciumsulfat nachzuweisen, bekam ich, wie zu erwarten, negative Resultate, was aber wohl dadurch bedingt war, daß die Menge des Ca in der Lösung zu gering sein dürfte, denn daß hier Kalk vorhanden sein muß, ist ja selbstverständlich.

e. Statolith.

a. Chemische Zusammensetzung desselben.

Wenn man einen Statolithen mit verdünnten Säuren behandelt, löst er sich darin unter Aufbrausen, wenn auch nicht vollständig, denn es bleibt ein anscheinend organisches Stroma von derselben Form und Größe wie der Statolith selbst zurück. Die Gasentwicklung beweist die Gegenwart von Kohlensäure. Zur weiteren Untersuchung wurden 20 bis 25 Statolithen zunächst mit destilliertem Wasser gewaschen, getrocknet und in verdünnter Essigsäure gelöst. Ein Tropfen dieser Lösung wurde auf dem Objektträger mit verdünnter Schwefelsäure auf Calcium geprüft, was die Bildung der charakteristischen, zu Büscheln und Fächern zusammengelagerten Nadeln von wasserhaltigem Calciumsulfat $CaSO_4 + 2\,H_2O$ hervorrief (vgl. BEHRENS 4, S. 69). Da Phosphor- und Schwefelsäure sich als gewöhnliche Begleiter des kohlensauren Kalkes erweisen, so wurde versucht, auch sie hier eventuell nachzuweisen. Den Nachweis der Phosphorsäure führte ich mit einer warmen Lösung von Ammoniummolybdat in verdünnter Salpetersäure, wobei sich kleine gelbe Körnchen von Ammoniumphosphomolybdat ausschieden (BEHRENS 4, S. 115); die Kristallisation ging sehr langsam vor sich, erst nachdem der so behandelte Tropfen über Nacht im Exsiccator stehen gelassen wurde; die Menge der Phosphorsäure dürfte also recht gering sein.

Schwefelsäure ist in den Statolithen höchstens in Spuren vorhanden, denn der Versuch, sie mit Bleizucker als $PbSO_4$ (BEHRENS 4, S. 121) nachzuweisen, fiel negativ aus, und die Fällung mit $BaCl_2$ als $BaSO_4$ (BEHRENS 4, S. 62) war nur sehr spärlich und unsicher; es bildete sich allerdings ein sehr geringer Niederschlag, die einzelnen Elemente desselben hatten aber nicht die charakteristische Gestalt des $BaSO_4$, sondern sahen eher dem Strontiumsulfat ähnlich.

Digitized by Google

Um auf Magnesium zu prüfen, wurde aus der essigsauren Lösung der Kalk mit oxalsaurem Ammon abgeschieden; nachdem das Calciumoxalat sich vollkommen abgesetzt hatte, wurde die klare, darüber stehende Flüssigkeit mit einer Pipette vorsichtig abgehoben und ein Tropfen davon auf dem Objektträger mit Chlorammonium und Ammoniak versetzt, dann erwärmt und etwas Natriumphosphat zugesetzt. Nach längerem Stehen schieden sich spärliche Kristalle von phosphorsaurer Ammoniak-Magnesia NH_4MgPO_4 aus (Behrens 4, S. 43).

Somit hätten sich als anorganische Bestandteile der Statolithen Calcium, etwas Magnesium, Kohlensäure, Phosphorsäure und Spuren von Schwefelsäure ergeben; der Hauptbestandteil ist natürlich $CaCO_3$ und zwar, wie es scheint, in der Form von Calcit, Kalkspat.

Letzteres kann erschlossen werden aus dem Vergleich der Statolithen mit künstlichen Calcosphäriten, die ich nach Hartings Vorschrift (25, S. 9) in Hühnereiweiß auskrystallisieren ließ. Herr Prof. Bütschli hatte die Güte mit mir zusammen die optischen Eigenschaften beiderlei Gebilde zu untersuchen. Bei der Betrachtung der natürlichen Statolithen im polarisierten Licht ergab sich zunächst, daß dieselben zwischen gekreuzten Nicols ein Kreuz gaben, wenn auch allerdings nicht immer und relativ selten scharf; mit eingeschaltetem Gipsplättchen erster Ordnung betrachtet, erwiesen sie sich optisch positiv; die Untersuchung geschah an kleinen, nadelförmigen, radiären Splittern, die durch Zerdrücken des Statolithen erhalten wurden, denn bei ganzen Statolithen waren infolge deren Dicke keine sicheren Beobachtungen zu machen. Auch einige der erwähnten künstlichen Sphärite aus Eiweiß erwiesen sich positiv; allerdings war die Mehrzahl ohne Zweifel negativ.

Aus dem geschilderten Verhalten ersieht man, daß die natürlichen Statolithe mit solchen Sphäriten aus Eiweiß wohl vergleichbar sind, letztere bestehen aber, wie Prof. Bütschli feststellen konnte, aus Calcit, denn sie färben sich beim kurzen Kochen mit Kobaltnitratlösung nicht, während Aragonit sich mit diesem Reagens bekanntlich rasch lila färbt (Meigensche Reaktion).

Harting (25, S. 52) selbst aber hielt die Substanz seiner Sphärite weder für Aragonit noch für Calcit, sondern für eine besondere Modifikation des Calciumcarbonats, die unter dem Einfluß der Kombination mit dem organischen Stroma entstehe. Er hat auch das spezifische Gewicht dieser Sphärite bestimmt und es zu 2,66 gefunden, also etwas

geringer als das von Calcit (2,72), wohl deshalb, wie er selbst sagt, weil die Menge des organischen Stromas recht bedeutend, nämlich 7,65 % ist (Prof. BÜTSCHLI fand sie bei den von mir dargestellten Sphäriten größer: 10,43 %).

Das nach Auflösung der anorganischen Substanzen zurückbleibende Stroma des Statolithen ist meist leicht gelblich gefärbt und ebenso wie der nicht entkalkte Statolith aus konzentrischen Schichten zusammengesetzt, läßt aber im Gegensatz zu dem letzteren keine radiäre Streifung mehr erkennen. Was die chemische Beschaffenheit des Stromas anbelangt, so scheint es mir sicher, daß es aus eiweißähnlichen Stoffen besteht, denn es gibt die für Eiweißkörper eigentümlichen Farbenreaktionen, allerdings nicht sehr scharf: ich habe die Xanthoproteïn- (Gelbfärbung mit Salpetersäure und orange nach Zusatz von NaOH), die Biuret- (Violettfärbung mit $CuSO_4$ und NaOH) und die MILLONsche Probe mit positivem Resultat versucht; dagegen schlug die Reaktion von ADAMKIEWICZ (Violettfärbung mit konzentrierter Schwefelsäure und Eisessig oder Glyoxylsäure nach HOPKINS) fehl. Aus diesem Verhalten, sowie daraus, daß das Stroma in Mineralsäuren unlöslich, wohl aber in starken Alkalien, wenn auch nur schwierig, löslich ist (in verdünnter Natronlauge quillt es etwas auf und wird viel durchsichtiger), kann annähernd geschlossen werden, daß es sich hier um ein Albuminoid, und zwar wahrscheinlich um einen dem Conchiolin[1] verwandten Körper handelt. Es fiel mir schon früher auf, daß dies Stroma sich in mancher Hinsicht genau so verhält wie die Augenlinse der Heteropoden. Bei mit Methylenblau gefärbten und später abgestorbenen Tieren sieht man, daß gerade die Linsen und die beiden Statolithe gleich intensiv blau gefärbt sind, während die übrigen Gewebe blasser erscheinen; die Übereinstimmung tritt noch besser bei nicht gefärbten, abgestorbenen und zu faulen beginnenden Tieren hervor. Während alle andern Gewebe farblos sind, heben sich die Linsen und die Statolithe durch ihre gleiche dunkelbraune Farbe scharf ab.

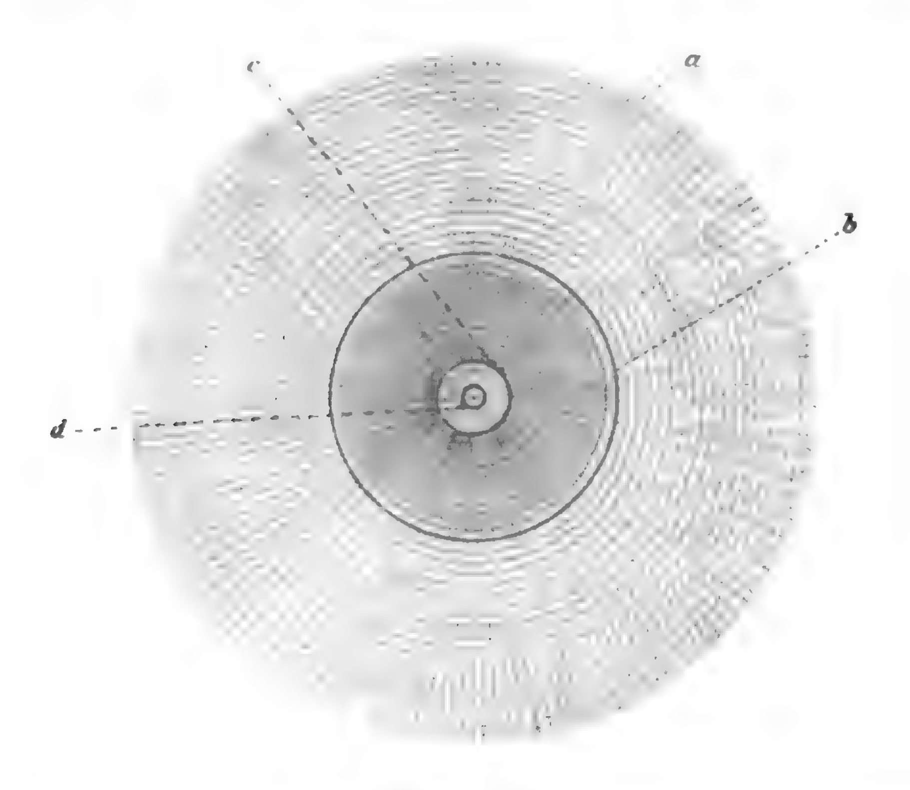
Nun zeigen diese Linsen, vermöge ihrer größeren Dimensionen, die oben erwähnten, an Conchiolin erinnernden Reaktionen schärfer und sicherer, als die kleinen Statolithenstromata und sind deshalb und nach Analogie mit ähnlichen Gebilden bei andern Tieren, wo es sicher feststeht, daß die Linsen aus Albuminoïden bestehen, als aus solchen Eiweißkörpern aufgebaute Gebilde anzusehen.

---

[1] Vgl. COHNHEIM (14) S. 298 und auch HOPPE-SEYLER (29) S. 345.

b. Struktur des Statolithen.

Das erste, was bei der Betrachtung eines Statolithen unter dem Mikroskop auffällt, ist seine genau kugelrunde Gestalt und eine radiäre Streifung, die mit einer äußerst regelmäßigen konzentrischen Schichtung verbunden ist (Textfig. 8); diese Kombination verleiht dem Gebilde, namentlich im frischen Zustand, eine hervorragende Schönheit. Bei aufmerksamer Beobachtung sieht man im Centrum einen etwas helleren Hof, in der Zeichnung von der Linie *c* umschrieben, von etwa $^1/_{10}$ des Durchmessers des ganzen Statolithen. In diesem Hof ist die Radiärstreifung weniger deutlich als peripheriewärts. Dieser Hof schließt einen andern, von der Linie *d* begrenzten, ein, dessen Durchmesser sich zu dem des ganzen Statolithen, wie etwa 0,03 zu 1 verhält, also



Textfig. 8.

Statolith. Vergr. 335. *a*, äußere Grenze; *b*, mittlere Grenzlinie; *c*, äußere Grenzlinie des »Larvenstatolithen«; *d*, innere Grenzlinie des »Larvenstatolithen«, einen Hohlraum umfassend.

etwas weniger als 1 μ beträgt. Dieser innere Hof erscheint ganz homogen und zeigt bei hoher Einstellung in seiner Mitte einen schwarzen Punkt, der beim Senken des Tubus allmählich verschwommener wird und bei tiefer Einstellung in einen intensiv leuchtenden Punkt übergeht. Dies Verhalten läßt darauf schließen, daß wir es hier mit dem Bilde der Blendenöffnung zu tun haben und daß der innere Hof (*d*)

Digitized by Google

viel schwächer brechend ist als das umgebende Medium (vgl. BÜTSCHLI 10, S. 15): somit wird der Mittelpunkt des Statolithen von einem Hohlräumchen, einem Kugelkämmerchen, eingenommen, das wohl von Gas erfüllt ist; bewiesen werden konnte das auf einem Schnitte, wo tatsächlich im Centrum des Statolithen ein mit dickem, intensiv gefärbtem Rand (Eisenhämatoxylin) versehener Kreis sich fand, dessen Größe der bei ganzen Statolithen beobachteten Centralhöhle genau entsprach (etwa $^1/_{30}$ des Gesamtdurchmessers) und dessen Inneres hohl war. Außer den beschriebenen beiden Linien (*c* und *d*) sieht man gelegentlich, namentlich bei fixierten, geschnittenen oder getrockneten Statolithen, noch eine konzentrische Grenzlinie (*b*), die eine Kugel im Inneren des Statolithen von etwa 0,35 Gesamtdurchmesser einschließt; zuweilen bemerkt man, daß der von dieser Linie umschlossene Teil eine schärfere und gröbere Radiärstreifung aufweist, ja es hat sogar den Anschein, als ob dieser Teil eine mehr oder weniger drusige Beschaffenheit hätte. Bei den künstlich in Eiweiß erzeugten Calcosphäriten ist ein ähnliches Verhalten durchaus nicht selten: man sieht hier nämlich oft, daß eine drusig gebaute Kugel in einer dünnwandigeren eingebettet liegt, die meist nicht oder weniger radiärgestreift ist; solche Bilder finden sich z. B. bei HARTING (25) in Fig. 4 *c* und Fig. 6 *a* Taf. IV. Es erweckt den Verdacht, daß solche Gebilde nicht continuierlich entstanden sind, sondern daß ihre Bildung in zwei voneinander verschiedenen Phasen vor sich ging, daß also vielleicht die Bedingungen während der ersten Phase andre waren als später. Allerdings muß ich bemerken, daß diese Linie *b* obwohl sie bei fixierten oder entkalkten und geschnittenen Statolithen ziemlich konstant und meist von derselben Größe (siehe die unten angeführte Tabelle) zu beobachten ist, was für ihre Präexistenz sprechen könnte, bei frischen Gebilden dagegen stets vermißt wird, vielleicht aber in diesem Zustand nicht unterschieden werden kann; die Linien *c* und *d* sind auch bei frischen Objekten sehr schön zu beobachten. Dies geht auch aus der folgenden Tabelle hervor; die in derselben angegebenen Zahlen wurden mit dem Ocularmikrometer gewonnen und zeigen das Verhältnis der Durchmesser der von den einzelnen Linien umschriebenen konzentrischen Statolithenregionen zum Gesamtdurchmesser bei neun verschiedenen und verschieden behandelten Statolithen. Aus der Übereinstimmung der Zahlen kann auf die Konstanz der beobachteten Linien, wenigstens von *c* und *d*, geschlossen werden, woraus folgt, daß sie jedenfalls keine Kunstprodukte sind:

Methode	Gesamt-durch-messer *a*	Linie *b*	Linie *c*	Linie *d*
1. Frisch	1	—	0,11	0,04
2. Frisch	1	—	0,10	0,03
3. Getrocknet, in Kanadabalsam untersucht	1	0,20	0,10	0,03
4. Getrocknet, in Kanadabalsam untersucht	1	—	0,07	0,03
5. Formol, Boraxkarmin, Totalpräparat	1	0,35	0,12	0,04
6. Osmiumsäure 1%, Totalpräparat	1	0,30	0,08	0,03
7. Hermannsche Flüssigkeit, Totalpräparat	1	0,48	0,11	0,04
8. Sublimat, entkalkt, Schnitt	1	0,59	0,17	—
9. Sublimatessigsäure, Schnitt	1	0,35	0,10	0,04

Es fragt sich, welche Bedeutung diesen inneren Grenzen im Statolithen zukommt? Ich vermute, daß diese Grenzen darauf hinweisen, daß der Entstehungsmodus der einzelnen von ihnen begrenzten Statolithenregionen ein verschiedener gewesen sein muß. Sicher sind hier zwei Regionen: eine innere, von den Linien *c* und *d* begrenzte (denn *d* ist, wie wir gesehen haben, nichts andres als die Begrenzung eines im Centrum vorhandenen Hohlraumes), und eine äußere vorhanden, die zuweilen vielleicht selbst aus zwei ineinander geschachtelten Regionen *cb* und *ba* bestehen könnte. Kommen nun im Dasein des Statolithen wirklich zwei Phasen vor, welche die diskontinuierliche Entstehung der Regionen *cd* und *ca* erklären könnten? Wenn man sich der von Fol (18, S. 30) beschriebenen Enstehungsweise des Statolithen erinnert, die ich kurz rekapitulieren möchte, so wird man in der oben geäußerten Ansicht bekräftigt. Nach Fol entsteht in einer der Epithelzellen, welche die Statocystenanlage bilden, ein feines, stark lichtbrechendes Kügelchen, das wächst und aus seiner Mutterzelle in den Hohlraum der Statocyste fällt. Von radiärer Streifung oder konzentrischer Schichtung ist an diesem »Larvenstatolithen« nichts zu sehen, wie auch ich, allerdings bei den Larven andrer Mollusken (Pteropoden), beobachten konnte. Letztere Struktureigentümlichkeiten treten erst an den weiteren Schichten beim Wachstum des Tieres während der Metamorphose auf. Es ist klar, daß die Bedingungen, unter welchen der Statolith nunmehr weiter wächst, andre sein müssen als bei der Larve. Dies läßt, wie mir scheint, die Grenze zwischen dem ehemaligen »Larvenstatolithen« (*cd*) und den späteren Appositionsschichten (*ca*) entstehen. Was das eventuelle Vorkommen der Linie *b* anbetrifft, so scheint es mir wohl möglich, daß ihr Auftreten auf einen im Laufe des Lebens vielleicht eintretenden, durch Saisonänderung, etwa die

Digitized by Google

Winterkälte, bedingten, zeitweiligen Stillstand oder Verzögerung des Wachstums hinweisen könnte; jedenfalls läßt die Diskontinuität der Lagen hier auf Unterbrechung der Wachstumsverhältnisse schließen.

c. Vergleich mit künstlichen Calcosphäriten.

Das allgemeine Aussehen des Statolithen, seine kugelrunde Gestalt, sein geschichteter und radiärer Bau, kurz, seine große Ähnlichkeit mit einigen außerhalb des tierischen Organismus vorkommenden Bildungen, wie Stärkekörner, Inulinsphären und sphäritische Erscheinungsformen einiger anorganischen Salze, wie kohlensauren Kalkes z. B. usw., erwecken in uns den Gedanken, ob diese Übereinstimmung nicht nur zufällig sein, sondern wirklich auf gleicher Entstehungsweise beruhen könnte, um so mehr als ja der Statolith hauptsächlich aus Calciumcarbonat, demjenigen Salz sich aufbaut, das große Neigung zu sphäritischen Bildungen besitzt. Es tritt uns hier somit eine Frage von allgemeinem Interesse entgegen, die, wie HARTING (25, Vorwort) trefflich bemerkt, als Seitenstück zu derjenigen zu betrachten ist, die die Gemüter im Anfange des 19. Jahrhunderts beschäftigte und die bekanntlich WÖHLER im Jahre 1828 im positiven Sinne löste, nämlich die nach der Möglichkeit synthetischer Herstellung der als specifische Erzeugnisse tierischer Organismen geltenden chemischen Körper. An die Stelle dieser nunmehr erledigten Frage der organisch-chemischen Synthese tritt in unsrer Zeit die Frage nach der morphologischen Synthese auf. Bereits haben einige Forscher, vor allem HARTING selbst (25), dann BÜTSCHLI (10, u. a.), LEITGEB, FAMINTZIN und andre, neuerdings LEHMANN (34), die Grundsteine zu derartigen Untersuchungen gelegt. Weil wir gerade in dem Statolithen der Heteropoden-Statocyste ein vortreffliches Objekt zum Vergleich mit ähnlichen, außer Organismen entstehenden, Bildungen haben, will ich hier kurz darauf eingehen.

Wir bemerken, daß das nach vorsichtiger Entkalkung des Statolithen mit Säuren zurückbleibende organische Stroma nur eine deutliche konzentrische Schichtung aufweist, von radiärer Streifung ist meist so gut wie nichts daran zu sehen. Ein ähnliches Verhalten kann man meist auch bei den künstlich in Eiweiß erzeugten Sphäriten beobachten (vgl. auch HARTING 25, S. 18); allerdings ist bei letzteren die konzentrische Schichtung bei weitem nicht so schön und reich wie beim natürlichen Statolithen. Dieser Umstand veranlaßte NATHUSIUS (36), beide Erscheinungen scharf auseinander zu halten: er glaubte, daß die konzentrische Schichtung auf das Vorhandensein der

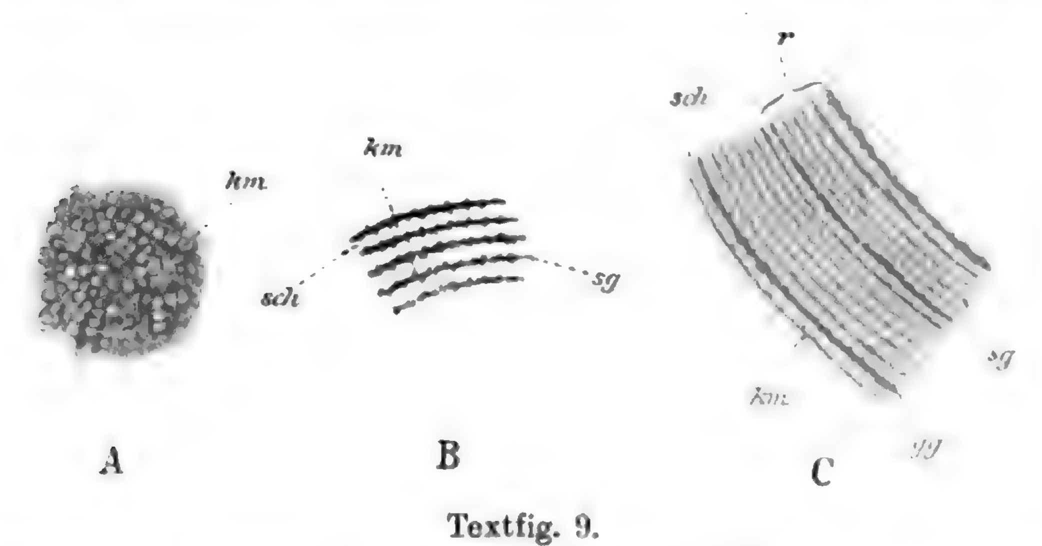
Digitized by Google

sogenannten Eiweißhäute im Hühnereiweiß allein zurückzuführen sei, die nach ihm bei der Kristallisation mechanisch in die Sphären einbezogen würden, während er die Radiärstreifung allein für den eigentlichen Ausdruck der Kristallisation der Sphärite ansprach. Wie aber Bütschli schon früher nachweisen konnte, kommt konzentrische Schichtung auch bei solchen Sphären vor, die kein organisches Stroma enthalten, die nicht im Eiweißmedium erzeugt worden sind, und das sowohl beim kohlensauren Kalk wie auch bei andern Substanzen; ja er konnte eine zur Oberfläche des Körpers parallele Schichtung auch bei verschiedenen andern nicht sphäritischen Kristallen nachweisen, so z. B. bei Salmiak und $CaCO_3$ (Bütschli 10, S. 124). Auf Grund der Radiärstreifung wurde von A. Meyer und früher schon vielfach von andern für Sphärite ein drusiger oder radialtrichitischer Bau angenommen, indem dieser Autor meinte, dieselben setzten sich aus feinen radial gestellten Nädelchen zusammen. Als Beleg dafür wurde auch die Eigenschaft der Sphärite, speziell der Stärkekörner, angeführt, bei Druck Radialrisse aufzuweisen und auch in zugespitzte pyramidenartige Bruchstücke zu zerfallen. Ich erwähne dies Verhalten hier hauptsächlich darum, weil auch unsre Statolithen eine ausgesprochene Fähigkeit besitzen, schon bei leisestem Druck Risse zu bilden und bei stärkerem Druck in Splitter von pyramiden- bis nadelförmiger Gestalt sich zu bröckeln; solche Risse können zuweilen ein optisches Kreuz vortäuschen, ihre wahre Natur kann aber dadurch erwiesen werden, daß dies angebliche Kreuz beim Drehen des Objektes sich mit demselben dreht. Nun hat aber wiederum Bütschli (10, S. 327) durch Experimente mit Glaskugeln und sogenannten Klinkern nachweisen können, daß genau dieselbe Eigenschaft, radiäre Sprünge zu bilden, allen, auch homogenen, kugelförmigen Körpern zukommt, wenn ihre zwei entgegengesetzten Pole einem, hier allerdings starken Druck unterworfen werden, so daß diese Eigenschaft nicht als ein Beweis für den trichitischen Bau der Sphärokristalle und somit auch des Statolithen angesehen werden darf.

Was die normale Radiärstreifung der sphäritischen Gebilde anbetrifft, so hielt sie Nathusius (36) für eine sekundär eintretende Erscheinung, die erst nachträglich, durch innere Umbildungen der von ihm als ursprünglich homogen betrachteten Sphärite eintreten sollte. Bütschli (10) hat aber demgegenüber nachgewiesen, daß eine radiäre Anordnung der durch Zusammenfließen der feinsten Partikelchen der Substanz, der Globulite, entstehenden Hohlkämmerchen auch echten Kristallen zukomme und ein Ausdruck ihres Wachstums

Digitized by Google

durch Apposition sei und daß man aus solchen Gründen auch die eigentlichen Sphärite den echten Kristallen zur Seite stellen könne und sie dementsprechend nicht als Aggregate von feinen Kristallnädelchen, sondern als echte Kristallindividuen betrachten müsse. Daß diese Betrachtungen auch für unsre natürlichen Statolithen Geltung haben, beweist die Übereinstimmung ihres mikrostrukturellen Baues mit dem der künstlichen Calcosphärite, denn auch hier sind die radial wie konzentrisch angeordneten Hohlkämmerchen gut zu beobachten. Dies wird erstens dadurch bewiesen, daß man bei Oberflächeneinstellung deutlich ein regelmäßiges Kämmerchensystem sieht (*km* in Textfig. 9*A*),



Textfig. 9.

Feinere Struktur des Statolithen. Vergr. 1500. *A*, am ganzen unentkalkten Statolithen, Oberflächeneinstellung; *B*, ebenfalls am ganzen Statolithen; *C*, am entkalkten Stroma; *g*, Schichtengruppe; *gg*, Grenzen der Schichtengruppen; *km*, Hohlkämmerchen; *sch*, einzelne concentrische Schichten; *sg*, Grenzen der einzelnen Schichten.

das bei hoher Einstellung ein sogenanntes falsches Netzbild zeigt, was also darauf schließen läßt, daß wir es hier mit kleinen aneinander gereihten hohlen Kügelchen zu tun haben (vgl. Bütschli 10, S. 20). Zweitens sieht man, daß die Begrenzungen der einzelnen konzentrischen Schichten wellige Linien aufweisen und daß bei tieferer Einstellung jede solche Schicht in eine Längsreihe von hellen, perlschnurartig angeordneten Pünktchen sich auflöst (Textfigur 9*B*). Noch deutlicher wird dies Verhalten bei entkalkten Statolithen, also an ihren Stromata. An diesen letzteren bemerkt man deutlich, daß jede konzentrische Schicht (*sch*) sich aus einer Reihe von Hohlräumchen aufbaut (Textfig. 9 *C*). Nun sieht man hier aber auch, daß das Alternieren der Schichten hier nicht etwa darauf beruhe, daß sich dichtere und dünnere Schichten, das heißt solche, bei welchen die Wände der Kämmerchen dicker und solche, bei welchen sie dünner sind, abwechseln, sondern daß alle Schichten gleich sind, daß sie aber nicht alle miteinander fest verwachsen

sind, vielmehr sieht man zwischen einzelnen Schichtengruppen Spalträume, so daß es den Anschein hat, als ob das Stroma aus einer Menge von ineinander geschachtelten, dünnwandigen Kugeln bestünde (siehe Textfig. 10).

Die erwähnten Schichtengruppen (*g* in Textfig. 9 *C*) bestehen meist aus vier bis sechs fester miteinander verbundenen eigentlichen Schichten (*sch*), von welchen jede aus einer Kämmerchenreihe (*km*) besteht, und deren Abgrenzung gegeneinander (*sg*) blässer und feiner erscheint als die der ganzen Gruppen voneinander (*gg*).

Textfig. 10.
Das entkalkte Stroma eines Statolithenbruchstückes.

Wir sind nun bei der schwierigen Frage angelangt, wie man sich die Durchdringung des Stromas durch den kohlensauren Kalk denken könnte. Wir finden, wie oben dargelegt, daß das Stroma selbst sich schon aus Kämmerchen aufbaut, wir wissen aber nach Bütschlis Untersuchungen, daß auch Sphärite von reinem $CaCO_3$ ebenfalls durch regelmäßige Apposition von hohlkammerigen Gebilden entstehen, deren Wände sich wahrscheinlich aus zusammenfließenden und später erstarrenden feinen $CaCO_3$-Globuliten bilden. Es fragt sich, wie verhalten sich diese und jene zueinander, fallen die Kämmerchen der einen mit denen der andern Substanz zusammen oder nicht? Ich habe nun mit einem Ocularmikrometer erstens die Anzahl der Schichten bei ganzen Statolithen und bei ihren Stromata, die auf eine und dieselbe Zahl der Skalenteile des Mikrometers fallen, gezählt und dabei vollkommen übereinstimmend immer dieselbe Zahl gefunden: bei diesen wie jenen kamen in der Regel bei 335facher Vergrößerung konstant sieben bis acht Schichten auf je fünf Skalenteile eines $^1/_{10}$ mm-Mikrometers. Dann wurde noch bei einer stärkeren Vergrößerung (1500) die Zahl der Kämmerchen in einer Schicht, die auf je fünf Skalenteile zukamen, beim Stroma und beim ganzen Statolithen bestimmt: für das Stroma waren es meist vier bis fünf, beim Statolithen vier; das Stroma ist nämlich immer im Vergleich mit dem Statolithen etwas geschrumpft infolge der Behandlung. Das Zählen geschah in der Weise, daß ich den Tubus hoch einstellte, so daß jede Schicht eine perlenschnurartige Form annahm, und dann wurden die hellen »Perlen«, von welchen jede einem Kämmerchen entsprach, gezählt. Aus den mitgeteilten

Digitized by Google

Resultaten geht somit klar hervor, daß die konzentrischen Strukturen des Stromas und des nicht entkalkten Statolithen völlig übereinstimmen, daß also das Kalkkämmerchen mit jedem Stromahohlräumchen zusammenfällt, daß sie eins sind.

Diese Beobachtung und der daraus zu ziehende Schluß werden dadurch bestärkt, daß Bütschli schon früher dieselben Beziehungen zwischen organischem Stroma und Kalksalzen im Krebspanzer feststellen konnte; durch Vergleich von Schliffen und entkalkten Schnitten durch denselben wies er ihre genaue Übereinstimmung im feinsten Bau nach. So sagt er (10, S. 347): »Meine Erfahrungen ergaben, daß die Struktur aller Lagen im verkalkten und entkalkten Zustand im wesentlichen dieselbe ist; woraus folgt, daß die anorganische Substanz nicht in irgendeiner bestimmten Form der organischen eingelagert sein kann, sondern dieselbe gleichmäßig imprägnieren muß, und daß sie vor allem nicht etwa in Hohlräumen der organischen Substanz abgelagert ist. Es ist die nach der Entkalkung restierende Chitinsubstanz, an welche die Kalksalze gebunden sind.« Allerdings besteht das Stroma hier nicht aus Eiweiß, sondern aus Chitin; diese letztere Substanz spielt aber bei Arthropoden dieselbe Rolle, wie conchiolinartige Eiweißkörper, zu welchen wohl auch unser Statolithenstroma nach vorhergesagtem gehören dürfte, bei Mollusken.

d. Bildungsweise der Statolithen.

Es fragt sich, was für eine Bedeutung dem eiweißartigen Stroma des Statolithen zukommen könnte? Harting war der erste, der diese Frage ins Auge faßte. Er ließ kohlensauren Kalk in Eiweißmedien kristallisieren, zunächst nur mit dem Zwecke, die Kristallisation möglichst zu verzögern und dadurch größere und besser ausgebildete Sphärite zu erhalten (25, S. 6). Sein Erstaunen war aber groß, als er bemerkte, daß die ursprünglich indifferente, strukturlose Eiweißlösung an der Bildung der Calcosphärite sich in Form eines wie das Kalksalz selbst strukturierten Stromas beteiligte; er fand auch, daß das Eiweiß infolge dieses Prozesses in seinem chemischen Verhalten modifiziert wurde: es ist in Wasser unlöslich geworden, und wird auch von Kalilauge in der Kälte nicht mehr angegriffen; die Elementaranalyse zeigte ferner, daß die Substanz des Stromas weniger Stickstoff enthielt als das Albumin, von welchem man ausgegangen war (Harting 25, S. 58, Fußnote). Diese neuen Eigenschaften veranlaßten Harting, die Stromasubstanz für einen besonderen Eiweißkörper zu erklären, dem er den Namen Calcoglobulin gab und ihn mit dem

Digitized by Google

Conchiolin und Chitin (das damals noch für einen Eiweißkörper galt) verglich (25, S. 18). Er glaubte, sie bilde sich aus Albumin unter Einwirkung von $CaCl_2$, denn er konnte sie auch durch einfaches Zusammenbringen von Hühnereiweiß mit einer konzentrierten Chlorcalciumlösung gewinnen.

Eine solche Auffassung scheint mir, abgesehen von dem Vergleich des so veränderten Albumins mit Conchiolin oder gar Chitin im allgemeinen nicht ganz unberechtigt, denn daß eine Kombination des Kalkes mit einer organischen Substanz für das Zustandekommen von stromahaltigen Calcosphäriten notwendig sei, hat ebenfalls HARTING (25, S. 59) nachgewiesen, indem es ihm in keinem Falle gelang, in coagulierten, also schon strukturierten Eiweißmedien derartige Gebilde zu erzeugen, so daß es möglich erscheint, daß eine Verkalkung oder nachträgliche Imprägnierung eines eventuell zunächst entstehenden Stromas mit Kalk nicht vorkommt, vielmehr entstünde beides zugleich durch den Zerfall eines in der Mutterlauge gelösten organischen Körpers, der eine Kombination von Calcium mit eiweißartigen Substanzen darstellen würde. Wie ich sehe (FÜRTH 22, S. 577), hat schon C. SCHMIDT einen ähnlichen Gedanken in bezug auf die Entstehung der Molluskenschalen ausgesprochen. Die erläuterte Annahme erscheint mir plausibel bei Betrachtung der Frage nach dem Mechanismus des Abscheidens des kohlensauren Kalkes im tierischem Organismus überhaupt. Bekanntlich existieren darüber zwei Auffassungen; nach der einen, die von MOINIER DE VILLEPOIX (nach FÜRTH 22, S. 577) vertreten wird, würde der im Blute der Mollusken vermeintlich vorkommende kohlensaure Kalk durch die darin sich ebenfalls reichlich vorfindende Kohlensäure in Lösung als saures Calciumcarbonat $CaH_2(CO_3)_2$ gehalten; wenn nun diese Kohlensäure an der Oberfläche des Tierkörpers (die Erklärung bezog sich auf die Molluskengehäuse) verdunste, so falle das $CaCO_3$ in Form des unlöslichen neutralen Salzes als kristallinischer Niederschlag aus. Nach der andern Hypothese, der von MURRAY und IRVINE (FÜRTH 22, S. 578), der sich auch STEINMANN (FÜRTH 22, S. 579) anschloß, entstünde das $CaCO_3$ bei der Einwirkung des sich im tierischen Organismus stets bildenden $(NH_4)_2CO_3$ auf das mit der Nahrung aufgenommene $CaSO_4$. Letztere Hypothese läuft schließlich, wie FÜRTH (22, S. 579) richtig bemerkt, auf die erstere hinaus; für diese kann ich aber nicht eintreten, denn erstens läßt sie, wie übrigens auch die von STEINMANN, die Frage nach der Herkunft des organischen Stromas unberücksichtigt und zweitens, weil ich mir nicht recht vorstellen kann, warum und wohin etwa die CO_2 aus der Statocyste

Digitized by Google

verdunsten könnte? Nach außen, d. h. in die umgebende Leibesflüssigkeit, könnte sie nur dann diffundieren, wenn der Partiardruck der Kohlensäure in der Statolymphe höher wäre als in der ersteren; das scheint mir aber eine zu gewagte Annahme. Plausibler erscheint mir, anzunehmen, daß in der Statolymphe eine lösliche, organische Kalkverbindung sein könnte, die hier durch die Vereinigung irgend eines aus dem Blute in die Statocyste gelangenden löslichen Kalksalzes mit der von den Epithelzellen der Statocyste abgeschiedenen, chemisch sich der Cuticula nähernden, albuminoiden Substanz zustande kommen würde. In Berührung mit Kohlensäure, die während des Lebensprozesses der Epithelzellen als Abbauprodukt deren Stoffwechsels entsteht, gelangend, würde diese Verbindung in die Substanz des Stromas und in $CaCO_3$ zerfallen. Einen Hinweis auf die Berechtigung einer derartigen Auffassung erblicke ich auch in den Ergebnissen einer neuesten Abhandlung von Bütschli (11), die sich mit einer verwandten Frage beschäftigt. Er hat darin nämlich nachweisen können, daß die von Biedermann aus dem Krebspanzer und Krebsblute erhaltenen leicht zersetzlichen Kristalle nichts weiteres als wasserhaltiger, kohlensaurer Kalk $CaCO_3 + 6\,H_2O$ sind. Der Krebspanzer soll aber nach den Untersuchungen von Agnes Kelly (zitiert nach Bütschli 11, S. 458) aus amorphem $CaCO_3$ bestehen; nun konnte Bütschli, wie dies auch schon früher beobachtet wurde, durch Einleiten von CO_2 in Zuckerkalklösung einen amorphen kohlensauren Kalk fällen, der etwa 34 % Zucker enthielt und in Wasser von 0° gebracht, dieselben Kristalle von $CaCO_3 + 6\,H_2O$ bildete, die dann weiter leicht in Rhomboeder oder Sphären von wasserfreiem Calcit übergingen (11, S. 465). Einen ähnlichen Vorgang könnte man sich vielleicht auch beim Entstehen und Wachstum des Statolithen vorstellen, mit dem Unterschiede, daß man hier statt des Zuckers die conchiolinartige Stromasubstanz einsetzen würde.

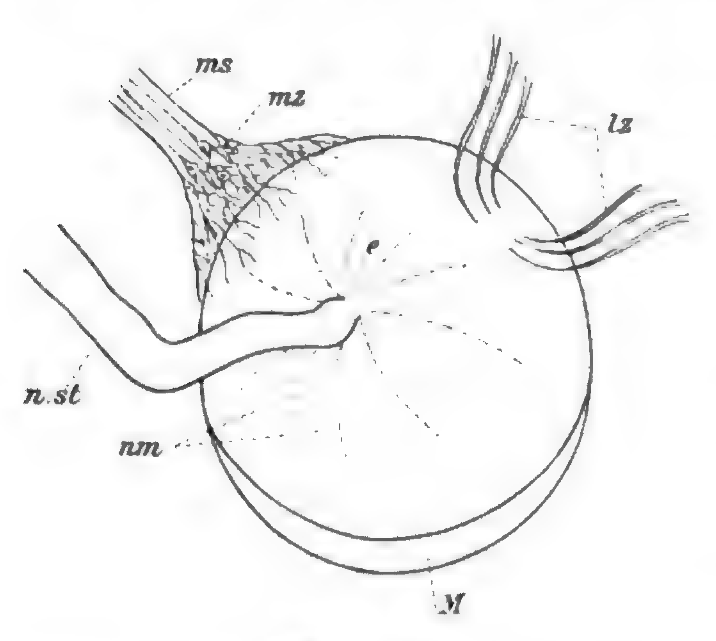
Was nun die biologische Bedeutung des Stromas anbelangt, so wäre sie nach Bütschlis Erfahrungen (11, S. 465) darin zu suchen, daß eine, wenn auch geringe, Beimischung organischer Substanz die Unlöslichkeit, also Widerstandsfähigkeit des $CaCO_3$ erhöht; er konnte nämlich beobachten, daß die von ihm dargestellten, leicht zersetzlichen Kristalle von $CaCO_3 + 6\,H_2O$ sich viel besser hielten, selbst im Wasser von Zimmertemperatur, wenn deren Mutterlauge vorher etwas Hühnereiweiß beigemengt war.

3. Accessorische Organe der Statocyste.

Von accessorischen Organen, die mit der Statocyste in Verbindung stehen, können zweierlei unterschieden werden: erstens der Medianstrang (*ms*) und zweitens die Lateralstränge (*vls* und *hls* in Textfig. 2).

a. Der Medianstrang.

Es ist merkwürdig, daß Claus (12) und andre Beobachter diesen Medianstrang übersehen, bzw. mit den Lateralsträngen, die sie für Muskelzüge hielten, zusammengeworfen haben, und doch ist er ein höchst eigentümliches Gebilde, dessen Unterschiede von den andern Strängen sofort in die Augen fallen. Es ist ein Bündel feiner Fäden (*ms*), die, medianwärts zutretend, in der Nähe der Statocyste je in eine Zelle übergehen (*mz* in Fig. 44, Taf. XXIII). Vier bis sieben dieser Zellen sind hier zu einer Gruppe versammelt und jede sendet gegen die Wand der Statocyste drei bis vier dieser Fortsätze aus (Fig. 3, Taf. XX), die sich äußerst reich verzweigen und mit unzähligen feinen Fädchen über die Hüllkapsel der Statocyste verbreiten, besonders über die mediane Seite, zu der sie herantreten. Die Lagebeziehung des Stranges (*ms*) zu der Macula (*M*), dem Nervenzutritt (*e*) und den Lateralsträngen (*lz*) ist auf der beigefügten Textfigur 11 ersichtlich.



Textfig. 11.

Pterotrachea coronata. Statocyste ventral gesehen. Vergr. 150. *e*, Einschnürung des Nervus staticus an dessen Zutrittsstelle; *lz*, Lateralstrangzellen; *M*, Macula; *ms*, Medianstrang; *mz*, Medianstrangzellen; *nm*, Nervenfasermeridiane; *n.st*, Nervus staticus.

Die feinsten Ausläufer der Medianstrangzellen scheinen in keinen Beziehungen zum Epithel der Statocyste zu stehen, wie es Ranke (41, S. 95) meinte; sie durchdringen die Hüllkapsel nicht, vielmehr setzen sie sich an sie mit feinen, knopfartigen Anschwellungen an (*kn* in Fig. 3, Taf. XX). Wenn man die medianwärts ziehenden Ausläufer dieser Zellen verfolgt, so sieht man, daß sie in das Gewirr bindegewebiger Fasern und Zellen übergehen, welches

Digitized by Google

das Cerebralganglion und die von demselben ausgehenden Nerven umspinnt (Textfig. 2).

Besonders interessant ist nun, daß an lebensfrischen, isolierten Statocysten ab und zu langsame Kontraktionen der Ausläufer der Strangzellen wahrzunehmen sind, und zwar sowohl der medianen als der peripheren Ausläufer. Die Kontraktionen geschehen in der Weise, daß solch ein fadenförmiger Ausläufer sich in zickzack- oder schraubenartige Windungen legt und sich nach einiger Zeit wieder langsam ausdehnt. Was die Funktion dieser Zellen anlangt, so scheint es mir möglich, daß durch ihre Kontraktionen die Spannung der Hüllkapsel erhöht wird und der Zug mittels der oben beschriebenen (S. 363) intraplasmatischen Fäden in den vier pericentralen Stützzellen auf die Ränder der Centralzelle übertragen wird, so daß ihre freie Oberfläche somit stärker ausgespannt wird, was möglicherweise in irgendwelcher Weise zur besseren Reizrezeption beiträgt. Wir könnten hierin vielleicht eine Art Accommodationsvorrichtung erblicken. Manches könnte jedoch auch dagegen sprechen: so z. B. die große Trägheit, mit der die Kontraktionen des Stranges vor sich gehen; auch ist es mir nie gelungen von einer eventuellen Innervation des Stranges etwas aufzufinden.

Morphologisch sind diese Strangzellen wohl aus Mesoderm sich entwickelnde Muskelzellen; ähnliche sternförmige Muskelzellen sind bei Heteropoden weit verbreitet.

b. Die Lateralstränge.

Die Lateralstränge (*vls* und *hls* in Textfig. 2), unter welchen man ein vorderes, ein hinteres und meist zwei schwächere seitliche Bündel unterscheiden kann (Fig. 40, Taf. XXIII), ziehen alle zu einer Stelle der Statocyste hin und heften sich hier an der Hüllkapsel an. Diese Insertionsstelle liegt etwas lateral und dorsal unweit des Nervenzutrittes, wie aus Textfig. 11 (*lz*) näher ersichtlich, ziemlich regelmäßig in der Nähe des antimaculären Pols der Statocyste. Die Stränge selbst bestehen aus langen, spindelförmigen Zellen (Fig. 41, Taf. XXIII), in deren Mitte ein länglichovaler Kern sich findet. Die Ursprungsstelle der von der Statocyste abgewendeten Enden dieser Zellen findet sich für die Zellen des hinteren Bündels zwischen den Zügen der Körpermuskulatur, indem sich hier diese Enden mehrfach verzweigen und ein Geflecht bilden (Fig. 45, Taf. XXIII), das sich in der Muskellage ausbreitet und mit ähnlichen Ausläufern andrer gleicher Zellen in Verbindung zu stehen scheint. Die Zellen des vorderen Lateralstranges setzen sich

Digitized by Google

in ein eigentümliches, längliches Gebilde fort, das mit umgebenden bindegewebigen Elementen in Verbindung steht und allem Anschein nach selbst bindegewebiger Natur ist (*st*) in Fig. 41 u. 44, Taf. XXIII und Textfig. 2). Die Strangzellen sind zwischen diesem Gebilde und der Insertionsstelle an der Statocyste wie Saiten ausgespannt (Fig. 44, Taf. XXIII).

Claus (12, S. 108) hat diese Lateralstränge für Muskeln gehalten und wollte auch beobachtet haben, daß sie innerviert werden, und zwar von Zweigen, die vom Nervus staticus entspringen. Trotz sorgfältigster Beobachtung konnte ich nie etwas von dieser angeblichen Innervation finden, vielmehr ließ sich feststellen, daß die Beobachtung von Claus über die Verzweigung des zu der Statocyste tretenden Nerven, wie weiter unten näher dargelegt wird, unrichtig war. Auch vermochte ich weder am lebenden, im Fixiergestell angebrachten Tier, noch an isolierten Statocysten irgendwelche Kontraktionen der Lateralstränge zu beobachten; ich halte sie daher für eine bindegewebige Aufhängevorrichtung, welche die Statocyste in der Körperhöhle in einer stabilen Lage suspendiert; es ist klar, daß eine solche Stabilität für ihr Funktionieren als Gleichgewichtsorgan wichtig, ja unumgänglich erscheint.

Gegen die Auffassung dieser Stränge als Muskeln spräche auch der Umstand, daß sie sich alle an einer Stelle der Statocystenwand anheften, was ihre Wirkungsweise als Muskeln recht unverständlich machte. Die Strangzellen scheinen sehr dehnbar und elastisch zu sein, weshalb es nicht ausgeschlossen erscheint, daß sie durch ihre stete starke Anspannung die Hüllkapsel in einem gewissen konstanten Spannungszustand erhalten. Bei isolierten Statocysten sieht man diese Zellen viel kürzer und schlaffer an der Wand hängen (siehe Fig. 41. Taf. XXIII).

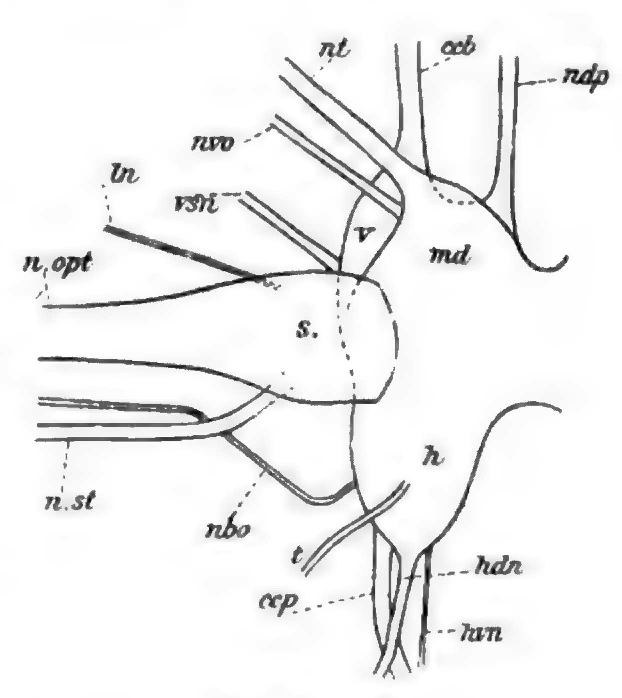
4. Der Nervus staticus und der Faserverlauf im Cerebralganglion.

Im Anschluß an die accessorischen Gebilde der Statocyste möchte ich den Ursprung und das Verhalten des Nervus staticus, sowie seine möglichen Beziehungen zu den Faserzügen und Zellgruppen im Cerebralganglion besprechen.

Das letztere stellt bei den Heteropoden allem Anschein nach ein Verwachsungsprodukt der eigentlichen Cerebralganglien mit den Pleuralganglien vor. Man kann an ihm zwei Hälften und an jeder Hälfte vier Portionen unterscheiden, wie aus der beigefügten Textfig. 12 ersichtlich: eine vordere Portion (*v*), eine dorsale (*md*), eine seitliche (*s*)

Digitized by Google

und eine hintere (*h*). Die vordere und die hintere Portion liegen morphologisch-ventralwärts. Von der vorderen, vorwiegend motorischen Portion entspringen drei Nerven: ein medianwärts gelegener, die dorsalen Wände des Rüssels versorgender Nervus dorsalis proboscidis (*ndp*); lateralwärts von demselben die starke Cerebrobuccalcommissur (*ccb*), und schließlich am hintersten und lateralen Rande der Portion, ganz ventralwärts, noch ein Nerv, der sich zu seitlichen Teilen der Körperwand begibt (*vsn*).



Textfig. 12.

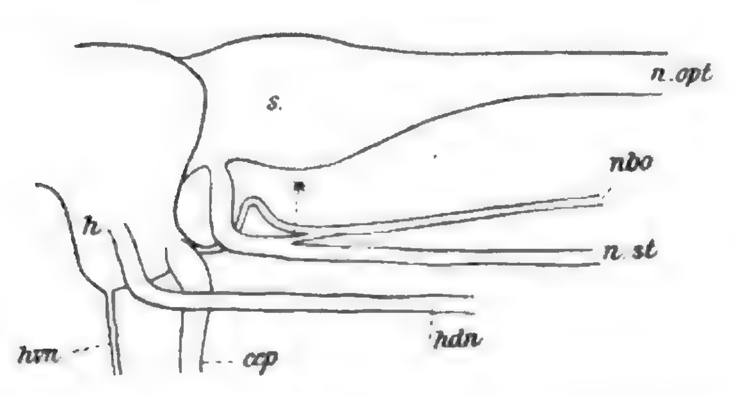
Pterotrachea coronata. Linke Cerebralganglionhälfte von dorsaler Seite aus betrachtet. Vergr. 60. Erklärung im Text.

Von der hinteren, ebenfalls vorwiegend motorischen, Portion des Ganglions entspringen die starke Cerebropedalcommissur (*ccp*) und daneben medianwärts noch zwei Nerven, die die seitlichen Körperwände versorgen: ein feiner (*hvn*) und ein mehr dorsalwärts gelegener (*hdn*); zuweilen entspringt von dieser hinteren Partie noch ein feiner Nerv (*t*) zu dorsalen Partien der Körperdecke, den ich nur bei *Pterotrachea coronata* gefunden habe, nicht aber bei *Pterotrachea mutica*. Lateral und mehr nach vorn und ventral von der Cerebropedalcommissur entspringt der feine, weiter noch zu erörternde Nervus basalis oculi (*nbo*).

Die dorsale Portion, die man auch zusammen mit der seitlichen als eine mittlere, sensible Partie des Ganglions bezeichnen könnte, entsendet zwei sensible Nerven, von welchen der eine (*nt*) die Tentakelstummel und die dorsale Haut in der Umgebung des Auges versorgt (siehe auch Textfig. 2), der andre (*nvo*) ventral vom Auge ebenfalls in dessen Nähe zieht. Die seitliche Portion (*s*) entsendet den mächtigen Sehnerv (*n.opt*), dann einen feinen, etwas davor gelegenen Nerven (*ln*), der zur Haut um die Augen zieht und schließlich noch den hinten und ventralwärts entspringenden Nervus staticus (*n.st*).

Nun hat CLAUS (12, S. 108) beschrieben, daß sich letzterer Nerv bald nach seinem Abgang vom Ganglion in einen größeren zur Statocyste ziehenden Zweig und ein feines Ästchen teilt, das sich zu den von ihm als Muskeln betrachteten Lateralsträngen begeben sollte.

Nach sorgfältiger Beobachtung konnte ich folgenden Sachverhalt ermitteln: der von CLAUS beschriebene feine Zweig ist nichts andres als die Fortsetzung des von der hinteren Portion des Ganglions entspringenden Nervus basalis oculi (siehe Textfig. 2 u. 12, *nbo*), der merkwürdigerweise an der Kreuzungsstelle mit dem Nervus staticus verbunden zu sein scheint; das centrale Stück dieses Nerven zwischen der Kreuzungsstelle mit dem Nervus staticus und dem Ganglion ist CLAUS entgangen. Dieser Nerv ist motorisch: er entspringt, wie gesagt, von der hinteren motorischen Portion des Ganglions und begibt sich zu seitlichen Muskeln in der Nähe des Auges (Fig. 42, Taf. XXIII); etwas lateralwärts von der Statocyste teilt er sich in drei bis vier Zweige, steht aber in keinerlei Beziehung zu den Lateralsträngen, die, wie oben (S. 380) dargelegt, wohl nicht als Muskeln, sondern als Bindegewebszüge anzusehen sind.



Textfig. 13.

Pterotrachea scutata. Rechte Hälfte des Cerebralganglions von dorsal und etwas hinten aus gesehen. Vergr. 30. *ccp*, Cerebropedalcommissur; *h*, hintere Portion des Ganglions; *hdn*, hinterer dorsaler Nerv; *hvn*, hinterer ventraler Nerv; *nbo*, Nervus basalis oculi; *n.opt*, Nervus opticus; *n.st*, Nervus staticus; *s*, seitliche Portion des Ganglions; *, verbindendes Bündel zwischen Nervus staticus und Nervus basalis oculi.

Obgleich CLAUS das Verhalten unrichtig beschrieben hat, so tritt interessanterweise der Nervus basalis oculi doch in nähere Beziehung zu dem Nervus staticus; ursprünglich hielt ich den Zusammenhang beider Nerven an der Kreuzungsstelle für unwesentlich, ich glaubte, nur ihre Scheiden wären hier verwachsen; nun konnte ich aber an einem mir in die Hände gefallenen Exemplar der selbst in Messina äußerst seltenen *Pterotrachea scutata*, wo die Verhältnisse zufällig sehr klar liegen, sehen, daß vom Nervus staticus ein feines Ästchen sich zu dem beschriebenen Nervus basalis oculi begibt, um mit ihm zu verschmelzen (siehe in der beigefügten Textfig. 13 bei *).

Später konnte ich auch an einer sehr großen *Pterotrachea coronata* feststellen, daß die beiden Nerven an der erwähnten Kreuzungsstelle in innigen Beziehungen stehen und Fasern austauschen; so geht ein Teil der Fasern aus dem centralen Stück des Nervus staticus in das periphere Stück des Nervus basalis oculi hinein, wie auch anscheinend

Digitized by Google

umgekehrt vom centralen Teil des letzterwähnten Nerven sich ein Faserbündel in das periphere Stück des Nervus staticus begibt (Fig. 43, Taf. XXIII). Letzteres ist aber nicht ganz sicher; auf dem in Fig. 43 abgebildeten Präparate scheint es zwar so zu sein, dagegen ist es bei *Pterotrachea scutata*, wo beide Nerven weiter auseinander liegen und daher ihre wechselseitigen Beziehungen klarer zutage treten, sicher nicht der Fall.

Die Frage, wie das geschilderte eigentümliche Verhalten des Faseraustausches zwischen den beiden Nerven zu erklären ist, vermag ich zurzeit nicht zu lösen, sicher ist es aber jedenfalls, daß es sich hier um keine Beziehungen zwischen den von der Statocyste kommenden Sinnesreizen und den zu ihr ziehenden Strängen, wie CLAUS (12) angenommen, handelt, selbst wenn diese Stränge wirklich muskulös sein sollten, denn die vom Nervus staticus in den Nervus basalis oculi übergehenden Fasern versorgen nicht die erwähnten Stränge, sondern einige Augenmuskeln. Es ist möglich, daß wir hier gewisse, durch Vermittlung des centralen Nervensystems zustande gebrachte Beziehungen zwischen den Statocysten und den Augen vor uns haben, wie man sie für Wirbeltiere schon längst und neuerdings nach den Untersuchungen von CLARK, LYON, PRENTISS, BETHE und FRÖHLICH[1], auch für einige hoch organisierte Wirbellose, namentlich Decapode Crustaceen, kennt: ich meine diejenigen Beziehungen, die die sogenannten kompensatorischen Augenbewegungen bei der Rotation des Tierkörpers veranlassen. Allerdings habe ich derartige Augenbewegungen bei *Pterotrachea* nicht gesehen, was wahrscheinlich mit der Schwierigkeit der Beobachtung zusammenhängen dürfte, weil die Tiere relativ klein und sehr beweglich sind; auch sind die Augen hier nicht wie bei den höheren Crustaceen gestielt, was die Beobachtung bei letzteren sehr erleichtert, sondern sind in die Gallerte des Körpers tief versenkt, so daß es sich hier jedenfalls nicht um ausgiebige Augenbeweglichkeit handeln kann. Ich will aber auf eine Tatsache hinweisen, die ich einige Male beobachten konnte und die, wie mir scheint, für die hervorgehobene Auffassung sprechen könnte: als ich nämlich die Statocysten bei einem im Fixiergestell angebrachten Tiere exstirpierte, sah ich gleichzeitig den an der Basis des Auges sich befindenden Muskel (*am* in Textfig. 2) und einige andre in der Nähe desselben zucken; natürlich konnte es sich dabei vielleicht auch einfach um einen durch die Recision des Nervus staticus ausgelösten Schmerz- oder

[1] Zitiert nach FRÖHLICH (20), S. 167.

Digitized by Google

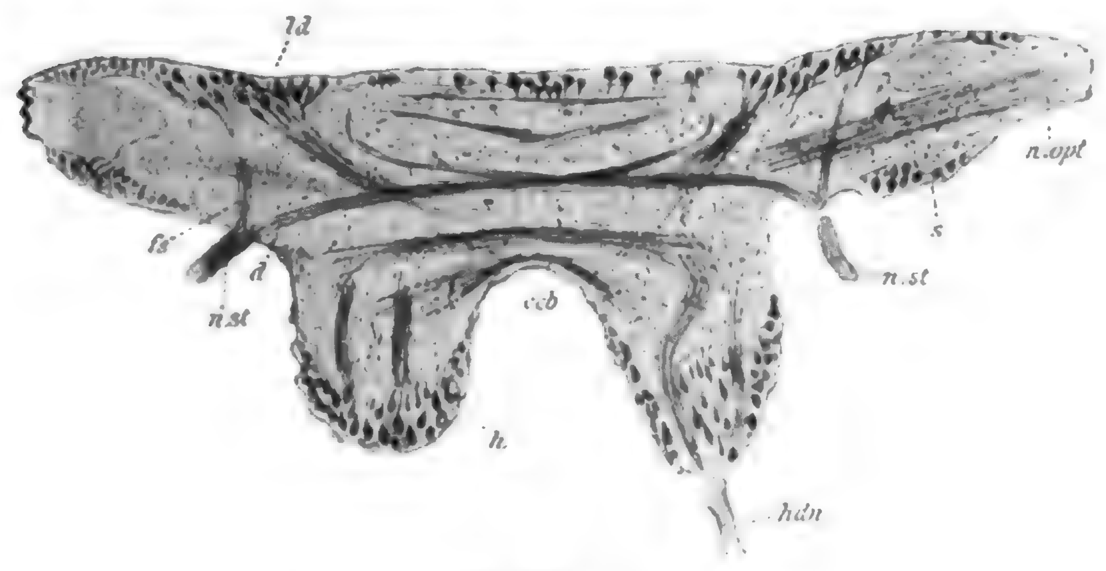
überhaupt Reizreflex gehandelt haben; immerhin scheint mir die Beobachtung doch erwähnenswert.

Ich will nun noch kurz auf die wichtigsten inneren Strukturverhältnisse des Cerebralganglions eingehen, soweit sie in Beziehungen zu dem Nervus staticus stehen und soweit es mir gelungen ist sie zu entziffern. Mit Hilfe der Methylenblaumethode konnte ich aus mehreren Versuchen, wobei sich bald die einen, bald die andern Faserzüge im Ganglion stärker färbten, sowie an Serienschnitten durch das Ganglion folgende Verhältnisse, wie aus Schema 1, Taf. XXIV, ersichtlich, feststellen (die Anfertigung eines großen Modells des Ganglions aus Draht, in dem die einzelnen Faserzüge durch verschieden gefärbte Wollfäden angedeutet waren, leistete mir dabei vorzügliche Dienste): bekanntlich verlaufen die Fasern hier, wie bei den meisten Wirbellosen, im Gegensatz zu Wirbeltieren, im Innern des Ganglions, während die Nervenzellen seine äußeren, oberflächlichen Partien einnehmen; nun findet man im Ganglion zunächst ventral je einen mächtigen Faserzug jederseits, der aus der Cerebrobuccalcommissur (*ccb*) hervorgeht, in der vorderen Partie des Ganglions etwas spindelartig anschwillt, weiter teils in die hintere Portion eintritt und hier medianwärts fächer- oder buschartig ausstrahlt; hier gehen die Fasern in mehrere Anhäufungen von Ganglienzellen über; die größte Zahl der Fasern tritt aber in die gegenüberliegende Hälfte der hinteren Portion über und strahlt erst hier aus, so daß in der Mittelebene des Ganglions eine teilweise Kreuzung der beiderseitigen Züge stattfindet; die beschriebenen hinteren medianen Zellhaufen sind wohl Ursprungskerne der Cerebrobuccalcommissur. Am Beginn der hinteren Ganglionportion gesellen sich diesen Faserzügen auch die Fasern des Nervus dorsalis proboscidis hinzu, welche in der vorderen Partie getrennt von ihnen verlaufen.

Lateral und etwas dorsalwärts von der Ausstrahlung der beschriebenen Commissur und deren Ursprungskernen zieht durch jede Hälfte der hinteren Ganglionpartie ein ungemein dicker Faserstrang, aus der Cerebropedalcommissur stammend (*ccp*), biegt dorsal von dem cerebrobuccalen Zuge medianwärts und tritt in die gegenüberliegende Hälfte der vorderen Portion ein, wo er, wieder dorsal vom Cerebrobuccalzuge, in seine Ursprungszellen ausstrahlt; die Hauptmenge seiner Zellen nimmt die dorsalen und seitlichen Teile der vorderen Ganglionpartie ein. Die letztbeschriebenen beiderseitigen Züge bilden somit im Cerebralganglion eine Kreuzung, die vor der Cerebrobuccalkreuzung liegt; ob aber diese Kreuzung total ist, erscheint mindestens zweifelhaft, denn manche Umstände bei der Durchtrennung

Digitized by Google

beider Ganglionhälften (weiter unten) sprechen dafür, daß eine, wenn auch vielleicht nur kleine Anzahl der Nervenfasern ungekreuzt verläuft. Die Kreuzung der Cerebropedalcommissur liegt vor der Kreuzung der Cerebrobuccalcommissur, beide liegen in dem Mittelstück, das die beiden Ganglionhälften verbindet. Zwischen und auch dorsalwärts von ihnen kann man noch einige, aber bedeutend schwächere Kreuzungen verschiedener Nervenzüge beobachten. Die meisten der zu dem Ganglion tretenden Nerven scheinen in dessen Innerm Kreuzungen zu erfahren, wenn auch sicher nicht alle; so liegen die Ursprungskerne des Nervus tent. und des hinteren dorsalen Nerven (*hdn*), wie es scheint, in derselben Ganglionhälfte, von welcher diese Nerven entspringen. Auch spalten sich zuweilen die Nerven beim Eintritt ins Ganglion in zwei oder mehr Bündel, die im Ganglion einen verschiedenen Verlauf nehmen, indem die einen sich kreuzen und zur gegenüberliegenden Hälfte ziehen, wo ihre Ursprungskerne liegen, die andern aber ungekreuzt in derselben Hälfte verbleiben; das ist ziemlich deutlich z. B. am ventralen, seitlichen Nerv (*vsn*) zu sehen, selbst an mit Methylenblau gefärbten Totalpräparaten.



Textfig. 14.

Schräger Horizontalschnitt durch das Cerebralganglion von *Pterotrachea coronata*, Eisenhämatoxylin, van Gieson. Vergr. 30. *ccb*, Kreuzung der Cerebrobuccalcommissur; *d*, dickes Staticusbündel; *fs*, feines Staticusbündel; *h*, hintere Ganglionportion; *hdn*, hinterer dorsaler Nerv; *ld*, lateral-dorsale Zellanhäufung; *n.opt*, Nervus opticus; *n.st*, Nervus staticus; *s*, seitliche Ganglionportion.

Es ist hier nicht der eigentliche Ort, um auf den Faserverlauf im Cerebralganglion näher einzugehen; auch sind meine diesbezüglichen Untersuchungen noch nicht genügend weit vorgeschritten; ich will daher nur kurz auf den Verlauf des Nervus staticus hinweisen. Dieser Nerv teilt sich gleich nach seinem Eintritt in die seitliche Gan-

glionportion in zwei Bündel, von welchen das schwächere (*fs*) zwischen den Opticusfasern dorsal und etwas seitwärts zieht, wie aus Textfig. 14 ersichtlich, um zu einer dorsalen Zellenanhäufung (*ld*) in demselben Ganglionteil zu treten. Fraglich ist es aber noch, ob die Fasern dieses Bündels aus den hier vorhandenen Zellen entspringen, oder ob sie nur diese Zellen umspinnen; im ersten Fall würde es sich um Nervenfasern handeln, die ihren Ursprungskern im Ganglion hätten, also wohl motorisch und mit den Nervenfasern der Sinneszellen ungleichwertig wären, denn diese haben ihre Zellen sämtlich im Epithel der Statocyste; es läge daher der Gedanke nahe, das beschriebene Staticusbündel in solchem Falle als aus denjenigen Nervenfasern zusammengesetzt zu halten, die in den Nervus basalis oculi an der oben erwähnten Stelle hinübertreten und sicher motorisch sind und einige Augenmuskeln, die in kompensatorischen Beziehungen zu den Statocysten stehen könnten (vgl. S. 385), versorgen.

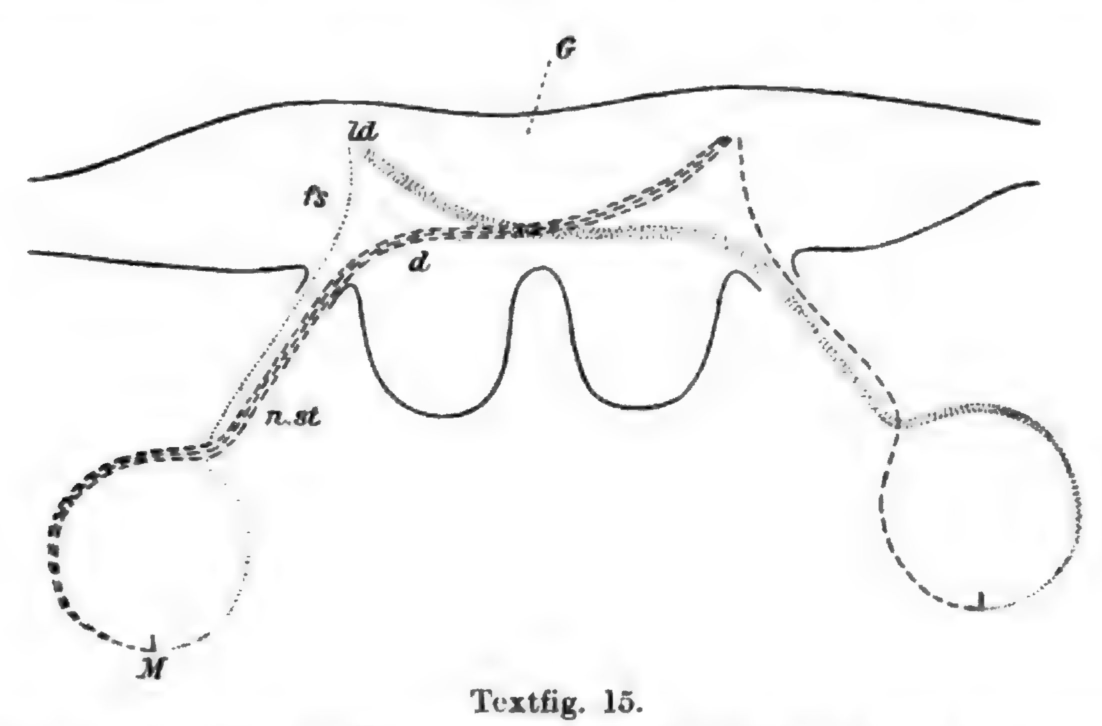
Wenn aber diese Fasern des oberen Bündels (*fs*) zwischen den Zellen der erwähnten Anhäufung (*ld*) endigen und selbst aus den Epithelzellen der Statocyste kommen, so könnten sie vielleicht diejenigen Fasern sein, die in Verbindung mit den Wimperborstenzellen stehen und wohl ihre Ausläufer sind: sind doch diese physiologisch wohl verschieden von den Fasern der Sinneszellen in der Macula!

Auch noch eine andre Annahme könnte für diesen Faserzug im letzteren Fall geltend gemacht werden, ich will aber auf sie etwas weiter unten eingehen und mich vorerst zu dem zweiten, stärkeren Faserbündel des Nervus staticus (*d* in Textfig. 14) wenden. Dieses letztere wendet sich gleich nach dem Eintritt medianwärts und zieht hier, vor dem Zuge des hinteren dorsalen Nerven (*hdn*) vorbei in die gegenüberliegende Ganglionhälfte, so daß es in der Mittellinie zu einer Kreuzung der beiderseitigen Bündel kommt; nun wendet es sich weiter in einem mediankonkaven Bogen dorsalwärts und verliert sich in der Nähe der beschriebenen großen, dorsal-lateralen Zellanhäufung (*ld*), im Gegensatz aber zu dem ersten Bündel in der der gekreuzten Seite.

Somit tritt jederseits eine solche Zellgruppe (*ld*) mit zwei Faserbündeln des Nervus staticus in Beziehungen: einem schwächeren (*fs*) der gleichseitigen und einem stärkeren (*d*) der gegenüberliegenden Statocyste. Dies Verhalten könnte vielleicht in folgender Weise erklärt werden: wenn sich das Tier auf die rechte Körperseite legt, so gleiten auch die Statolithen in beiden Statocysten, ihrer Schwere folgend, nach rechts, das heißt sie drücken auf die Sinneshaare der rechterseits von der Centralzelle gelegenen Sinneszellen der Macula, so daß also

Digitized by Google

in der rechten Statocyste die lateralwärts, in der linken die medianwärts gelegenen Zellen erregt werden; wenn umgekehrt das Tier sich nach links hinneigt, so drückt der linke Statolith auf die laterale Maculapartie, der rechte auf die mediane. Somit sind die beiden Statocysten, obwohl im morphologischen Sinn einander spiegelbildsymmetrisch, nicht aber im physiologischen, denn die laterale Partie der einen muß immer gleichzeitig dieselben Eindrücke vermitteln, wie die mediane Partie der andern Statocyste. Es ist deshalb wohl leicht verständlich, daß jede Raumempfindung beim Tiere sich auf Grund



Textfig. 15.

Schema zur Erläuterung der Korrespondenz der beiden Maculae. *d*, dickes Staticusbündel; *fs*, feines Staticusbündel; *G*, Cerebralganglion; *ld*, lateral-dorsale Zellenanhäufung; *M*, Macula; *n.st*, Nervus staticus; liniert (- - - -) sind die rechten, punktiert (. . . .) die linken korrespondierenden Maculapartien und Nervenfasern der beiden Statocysten.

der Reize, die gleichzeitig von beiden Statocysten kommen, zusammensetzen muß, daß also die Nervenfasern der medianen Partien der einen Statocyste mit solchen aus lateralen der andern zu denselben Bezirken des Ganglions in Beziehungen stehen müssen, wie es näher aus dem Schema auf Textfig. 15 ersichtlich ist. Das beschriebene Verhalten würde ein Seitenstück darstellen zu den Verhältnissen, die für den Gesichtssinn bei Wirbeltieren unter dem Namen der Korrespondenz der Netzhäute bekannt sind, so daß man in unserm Fall von einer Korrespondenz der Maculae sprechen könnte.

Daß die beiden Faserbündel, die von jeder Statocyste kommen, ungleich dick sind, erscheint wohl plausibel, wenn man die Asymmetrie jeder Statocyste in Betracht zieht; wie wir schon oben gesehen haben

(siehe S. 349 und Textfig. 3 ebenda), ist die mediane Seite der Statocyste zwischen Macula und Nervenzutritt bedeutend kleiner als die laterale, so daß es ganz natürlich erscheinen muß, wenn von ihr viel weniger Nervenfasern kommen als von der lateralen; diese Medianfasern jeder Statocyste würden nun den feinen Strang (*fs*) des Nervus staticus im Ganglion bilden, während die zahlreicheren Lateralfasern die dickeren, sich miteinander in der Mittelebene kreuzenden Faserzüge (*d*) darstellen würden.

Das wäre auch die oben (S. 388) angedeutete dritte Annahmemöglichkeit für die eventuelle Bedeutung des feinen Bündels des Nervus staticus.

B. Physiologie der Statocyste.

1. Die Statocyste ist kein Gehörorgan.

Bereits die letztangeführten Betrachtungen des vorangehenden Kapitels brachten uns mit physiologischen Fragen in Berührung; jetzt wollen wir uns jedoch zu deren eingehender und systematischer Erörterung wenden. Die erste und cardinale Frage, die sich dabei aufdrängt, ist die nach der funktionellen Bedeutung der Statocyste im allgemeinen und bei den Heteropoden im speziellen.

Bekanntlich wurden die fraglichen Organe bei den Mollusken, wie auch bei andern Wirbellosen früher für Gehörorgane gehalten, daher auch ihr ursprünglicher Name: Otocysten; Ranke (41, S. 91) sprach sogar von einem Ohr und vom Cortischen Organ bei *Pterotrachea*! allmählich wurde aber die Lehre von den Otocysten als Gehörorganen durch die Untersuchungen von Delage, Breuer, Ewald, Verworn, Engelmann, Loeb, Kreidl, Bethe, Beer, Fröhlich u. a. erschüttert, ja ihre vollständige Unhaltbarkeit so stichhaltig erwiesen, daß nun wohl niemand, außer Hensen (26, 27, 28), für akustische Funktionen der Statocyste und für den Gehörsinn allgemein bei marinen Wirbellosen eintritt.

Delage (15) begründete zuerst die Lehre von den Otocysten als Gleichgewichtsorganen, als Statocysten, und die andern erwähnten Forscher bestätigten und bauten sie weiter aus. Delage selbst stellte sie an Cephalopoden und höheren Krebsen, Schizopoden wie Decapoden, fest; Verworn (47) und Engelmann (16) wiesen dasselbe an Ctenophoren und Medusen nach, Kreidl (32) stellte seine berühmten Magnetversuche mit Eisenstaub an höheren Krebsen an, Bethe (5, 6, 7) und Beer (2, 3) untersuchten ebenfalls höhere Krebse, wie *Mysis*,

Digitized by Google

Palaemon, *Penaeus*; letzterer Krebs und Cephalopoden dienten auch Fröhlich (19, 20) als Versuchsobjekte. Von den uns interessierenden Heteropoden wurden an den Pterotracheidae von Ilyin (30, 31), sowie von Beer (3, S. 379, Fußnote) Versuche angestellt: beide Autoren konnten keinerlei Beziehungen der Statocysten zur Schallempfindung wahrnehmen, so daß sie sie als Gleichgewichtsorgane ansprachen.

Ich wollte nun zunächst diese Frage nochmals prüfen und stellte deswegen eine Reihe von Versuchen an: die Tiere wurden einzeln in große Glasgefäße oder auch in Aquarien gebracht und bewegten sich in denselben frei umher; sie wurden einige Zeit darin beobachtet, und als sie sich mehr oder weniger ruhig verhielten, erzeugte ich, zunächst in der Luft, verschiedene Töne: es wurde gepfiffen mit einer schrillen Pfeife, geläutet mit einer Glocke, mit einem Stück Holz auf ein Brett geklopft usw.; dann wurde mit verschiedenen Gegenständen an die Wände des Gefäßes, in welchem sich das Versuchstier befand, angeschlagen, ohne jedoch das Wasser in Bewegung zu setzen, und endlich erzeugte ich Schallwellen im Wasser selbst durch vorsichtiges Anschlagen der Gefäßwände von Innen aus, sowie durch Läuten einer Weckeruhr in einem verschlossenen Glasgefäß, das unter Wasser, in welchem das Tier sich befand, gebracht wurde. In allen Fällen war das erzielte Resultat genau das gleiche: auf keinerlei der erzeugten Schallwellen reagierten die Tiere in irgend bemerkbarer Weise, sondern schwammen ruhig umher; wenn man sie aber leise mit einem Glasstab anrührte oder das Wasser, in dem sie sich befanden, erschütterte, oder sie auch in einem dunklen Zimmer plötzlich grell beleuchtete, so machten sie lebhafte Fluchtbewegungen.

Um noch sicherer zu sein, daß die Tiere in keiner Weise gegen den Schall empfindlich sind und weil wir gerade bei diesen Tieren imstande sind, die Statocyste selbst in dieser Hinsicht zu prüfen, stellte ich eine Reihe von gleich zu beschreibenden Versuchen an. Ich habe nämlich bereits im morphologischen Teile (S. 357) dieser Arbeit, das merkwürdige Spiel des plötzlichen Aufrichtens der Wimperborstenbüschel der großen Sternzellen in der Antimacula erwähnt, eine Erscheinung, die, wie Boll (9, S. 77) mit Recht hervorhebt, eines der merkwürdigsten und interessantesten Schauspiele ist, welche sich dem beobachtenden Auge bieten; nun hat Ranke (41, S. 81) angegeben, daß das Aufrichten und Herabsinken dieser Büschel nicht rhythmisch, wie Boll (9, S. 78) angenommen, sondern nur auf Reize, und zwar auf Schallreize hin, also reflectorisch, erfolge. Ranke behauptete, daß, wenn man in der Nähe der beobachteten Statocyste, sogar in

Digitized by Google

der Luft, einen stärkeren Schall erzeugt, dann alle Büschel wie auf Kommando sich aufrichten. Demgegenüber hat aber Ilyin (30) keine Reaktion der Wimperbüschel auf Schallwellen, wohl aber auf Erschütterungen, gefunden.

Ich setzte nun die Tiere in das oben beschriebene Fixiergestell (Textfig. 1, S. 346) und wiederholte die Experimente mit dem Schallerzeugen in der Luft und im Wasser des Versuchsgefäßes auf einer erschütterungsfreien Unterlage, wie sie Ilyin (31) schon angegeben, nämlich auf einem Marmorfensterbrett. In keinem Fall konnte ich irgendwelche Abänderungen in der Rhythmik des Wimperaufrichtens und Absinkens feststellen, die normal weiter vor sich gingen, ich konnte aber entgegen Ilyins Angabe auch keine distinkte Reaktion auf Erschütterungen erzielen, ausgenommen, wenn dieselben sehr stark waren.

Aus allen angeführten Versuchen fühle ich mich berechtigt, mich der Ansicht Ilyins anzuschließen, wonach wir es in der Statocyste der Heteropoden keineswegs mit einem akustischen, durch Schallwellen reizbaren Organ zu tun haben.

2. Die Statocyste als Gleichgewichtsorgan.

Ilyin (30) hat eine Reihe von Exstirpationsversuchen mit Pterotracheen angestellt und auf Grund derselben auch die Statocyste dieser Tiere für ein Gleichgewichtsorgan angesprochen; er sah nämlich, daß bei beiderseitiger Exstirpation dieser Organe die Tiere ihr Orientierungsvermögen verloren; bei einseitiger Entfernung sollen aber nach diesem Autor keinerlei Störungen in der Haltung der Tiere eintreten. Da ich schon beim ersten Orientierungsversuch eine ganz ausgesprochene Wirkung der einseitigen Entfernung der Statocyste beobachten konnte, so stellte ich eine ganze Reihe systematischer Versuche an, deren Beschreibung nun folgt.

Die Tiere wurden in Aquarien (in Villefranche) oder, wo solche mir nicht zur Verfügung standen (in Messina), in große Glasgefäße gebracht und zunächst ihre normale Orientierung und Bewegungsweise beobachtet: bekanntlich schwimmen sie mit der Flosse, also auch mit der ventralen Seite, nach oben, das heißt der Wasseroberfläche zugewendet; als Propeller dient dabei die Flosse, das Propodium, während das hintere Körperende, das Metapodium, als Steuer funktioniert, welches dem Tiere das Emporsteigen und Sinken, sowie Rechts- und Linksschwenkung erlaubt; bei raschen Fluchtbewegungen treten noch abwechselnde Kontraktionen der Körperwandmuskulatur bald der

Digitized by Google

einen, bald der andern Seite auf, die dem Tierkörper wurm- oder schlangenartige Bewegungen verleihen.

Es frug sich zunächst, wo das Centrum für das Zustandekommen der Bewegung seinen Sitz haben könnte? Folgende Versuche[1] gaben über diese Frage Aufschluß:

Versuch 1.

Einem lebhaft sich bewegenden Tiere wird das Pedalganglion exstirpiert[2]: es tritt sofort eine vollständige Paralyse auf, das Tier sinkt zu Boden und regt sich nicht mehr; nur der Rüssel allein, dessen Muskulatur vom Cerebralganglion aus innerviert wird, macht noch, wenn auch nur schwache Bewegungen; das Tier ist ganz weich und schlaff geworden. Das Herz pulsiert, nachdem es sich vom Eingriff erholt hatte, ruhig weiter; am nächsten Morgen liegt das Tier noch in derselben Lage und an derselben Stelle am Boden des Gefäßes, das Herz schlägt noch, aber viel seltener und schwächer; am Abend steht das Herz still, und das Tier ist tot.

Bei diesem Versuch waren natürlich beide eventuelle Centren, das Pedal- wie das Cerebralganglion von der Kommunikation mit den Muskeln abgeschnitten; daher wurde noch ein zweiter, den ersten ergänzender Versuch notwendig:

Versuch 2.

Einem andern Tiere wird vorsichtig das Cerebralganglion exstirpiert: das Tier liegt zunächst wie betäubt am Boden des Gefäßes, nach einiger Zeit erholt es sich aber und fängt an zunächst am Boden herumzukriechen, dann allmählich auch herumzuschwimmen; die Bewegungen sind aber bedeutend herabgesetzt, das Tier ist schlaff, eine komplette Desorientation ist eingetreten; es steht auf dem Kopfe, überpurzelt sich, fällt auf die Seite und schwimmt meist mit der Flosse nach unten. Nach einer Stunde macht es etwas energischere Bewegungen, die Desorientation ist aber, wie vorher, vollkommen. Am Abend desselben Tages liegt es wieder auf dem Boden und ist ganz schlaff.

Aus beiden angeführten Versuchen geht hervor, daß das Pedalganglion allein der Sitz des Bewegungscentrums sein muß, denn es

[1] Die Versuche wurden sämtlich mit *Pterotrachea mutica* ausgeführt.

[2] Die meisten Operationen wurden im Fixiergestell unter der Lupe mit einer feinen Federschere und Pinzette ausgeführt.

Digitized by Google

vermag auch allein, ohne dem Cerebralganglion, dieselben Bewegungen der Flosse wie des Metapodiums zu unterhalten, wie beim unverletzten Tiere; nur sind die Bewegungen nicht mehr koordiniert und weniger energisch; beides also, Koordination und Tonus der Muskulatur müssen im Gehirnganglion ihren Sitz haben. Es war a priori vorauszusehen, daß das Durchschneiden der beiden Cerebropedalcommissuren den gleichen Effekt haben würde, wie das Exstirpieren des Cerebralganglions, und der Versuch bestätigte es:

Versuch 3.

Einem frischen Tiere wird beiderseits die Cerebropedal-Commissur etwa in der Mitte ihres Verlaufes durchtrennt; der Eingriff wird vom Tiere viel leichter als die Exstirpation der Ganglien vertragen: es schwimmt sofort weiter herum, nur ist wiederum eine vollständige Desorientierung charakteristisch, auch sind die Bewegungen etwas schlaffer und langsamer als beim normalen Tiere.

Nun frug es sich weiter, ob der Ausfall des Orientierungsvermögens dadurch zustande käme, daß beim Durchschneiden der beiden Commissuren auch die vom Cerebralganglion vermittelte Kommunikation zwischen dem Bewegungscentrum, dem Pedalganglion und den Statocysten zerstört wurde, oder ob hier das Entscheidende das Zerreißen der Bande zwischen dem Pedal- und dem Cerebralganglion selbst war? Wenn letzteres der Fall wäre, so dürfte das Lostrennen der Statocysten vom Cerebralganglion nicht dieselben Erscheinungen der Desorientation und Erschlaffung verursachen wie im vorigen Versuche, denn der Zusammenhang des Pedal- und Cerebralganglions würde in diesem Falle ja bestehen bleiben. So kam ich zum

Versuch 4.

Einem ganz normalen Tier wurde beiderseits der Nervus staticus durchschnitten: es tritt komplette Desorientation ein, wie in den letzten zwei Versuchen; auch die Energie der Bewegungen ist etwas herabgesetzt, aber nicht in dem Maß, wie nach der Durchtrennung der beiden Commissuren.

Daß eine Desorientierung in diesem Versuch eintreten werde, daß also die Statocysten als die eigentlichen Gleichgewichtsorgane sich erweisen würden, habe ich, als ich dies Experiment anstellte, in Anbetracht der Ilyinschen Resultate (30) nicht bezweifelt, ich

Digitized by Google

erwartete aber, daß ich die zweite, in vorigen Experimenten hervorgetretene Tatsache, nämlich die Herabsetzung der Bewegungsenergie, in diesem Versuche vermissen würde. Das Gegenteil war jedoch der Fall; wenn allerdings diese Herabsetzung auch nicht so ausgesprochen wie vorher war, so war sie doch auch hier merklich: der Tonus der Muskulatur stand also in einer, wenn auch nicht ausschließlichen, Beziehung zu den Statocysten. Diese Vermutung wurde durch folgenden Versuch zur Gewißheit:

Versuch 5.

a. Einem frischen Tiere wird die linke Statocyste exstirpiert; sich frei überlassen, beginnt das Tier sich um die Körperlängsachse zu rollen, und zwar nach der rechten Seite hin, das heißt gegen den Uhrzeiger, wenn man es von vorn, vom Kopf aus, betrachtet; zuweilen ist es etwas gekrümmt, so daß die rechte Körperseite konkav erscheint, und macht Manègebewegungen um eine außerhalb des Körpers vertikal gestellte, der gekrümmten rechten Seite zugewendete Achse; diese Achse kann auch horizontal liegen, so daß das Tier Purzelbäume in einer vertikalen Ebene ausführt, wobei die rechte gekrümmte Körperseite immer gegen das Centrum des beschriebenen Kreises schaut (das ist somit keine eigentliche Purzelbewegung, sondern eine Art Manègedrehung). Solches Treiben dauert recht lange, und wenn das Tier sichtbar ermüdet ist, so sinkt es allmählich auf den Boden des Gefäßes, fährt hier aber meist noch fort sich in demselben Sinne zu rollen und Kreise zu beschreiben.

b. Nun wird auch die rechte Statocyste exstirpiert: das eigentümliche einseitige Rollen hört auf, und die rechte Krümmung gleicht sich wieder aus, dagegen tritt jetzt eine vollkommene Desorientierung des Tieres auf: es schwimmt mit der Flosse nach unten, macht echte Purzelbäume, steht auf dem Kopfe, rollt bald in einer, bald in andrer Richtung, die Bewegungen sind ganz unregelmäßig geworden.

Zur Kontrolle stellte ich den

Gegenversuch 6 an.

a. Einem andern Tier wird zuerst die rechte Statocyste herausgenommen: es tritt eine linksseitige Krümmung und Rollen im Sinne des Uhrzeigers, von vorn aus betrachtet, ein, also genau das Gegenteil von dem, was im vorigen Versuche beobachtet wurde.

b. Auch die andre, also linke Statocyste, wird exstirpiert: es tritt abermals eine komplette Desorientierung in der Haltung und Bewegung des Tieres auf.

Die beiden letzten Versuche sprechen aufs deutlichste dafür, daß der Tonus der Körpermuskulatur zum Teil in einer gewissen Abhängigkeit von den Gleichgewichtsorganen steht, denn bei Auflösung dieser Beziehungen zwischen einer Statocyste und den Muskeln der ihr entsprechenden Körperseite erschlaffen diese und werden in ihrer Wirkung von den im Tonus befindlichen, stärker angespannten und daher leistungsfähigeren Muskeln der gegenüberliegenden Seite überwogen, wodurch einseitige Rollungen und Manègebewegungen zustande kommen. Auf diesen Zusammenhang zwischen Muskeltonus und Gleichgewichtsorganen bei Wirbeltieren (»Labyrinthtonus«) hat zum erstenmal EWALD (17) in seiner klassischen Arbeit »Über das Endorgan des Nervus octavus« hingewiesen. Seitdem ist diese Entdeckung vielfach bestätigt worden; von Wirbellosen wurde dasselbe Verhalten auch für *Carcinus maenas* von BETHE (8), und für *Penaeus* (20, S. 154) und Cephalopoden (19, S. 418 ff und 436) von FRÖHLICH beschrieben. Der letztgenannte Autor fand, daß bei *Penaeus* die Muskulatur der einen Seite unter dem Einfluß der gegenüberseitigen Statocyste steht (20, S. 155), während nach BETHE (8, zitiert nach FRÖHLICH 19, S. 454) beim *Carcinus* die Statocyste auf den Tonus der Muskeln der ungekreuzten Seite einwirkt. Bei *Pterotrachea* scheint ebenfalls letzteres der Fall zu sein, denn wie aus den eben angeführten Versuchen ersichtlich, ruft einseitige Entfernung der Statocyste die konkave Krümmung der entgegengesetzten Seite, also Erschlaffung der Muskulatur auf der statocystenlosen Seite, hervor.

DELAGE hat bei Cephalopoden (15) und BETHE bei *Mysis* (5) nachgewiesen, daß diese Tiere, wenn sie ihrer Gleichgewichtsorgane beraubt sind, doch noch imstande sind sich, wenn auch viel schwieriger, im Gleichgewicht zu halten, indem ihnen der Gesichtssinn Anhaltspunkte dazu liefert; wenn man aber nun solche Tiere blendet, so werden sie völlig desorientiert, die Blendung allein ruft keinerlei Störungen des Gleichgewichtes hervor, solange die Statocysten erhalten bleiben. Ähnliches ist auch aus der menschlichen Pathologie bekannt: man begegnet oft Taubstummen oder solchen Kranken, bei welchen die Labyrinthe beiderseits durch irgend einen krankhaften Prozeß zerstört sind, die aber sich im Gleichgewicht halten, solange sie die Augen offen haben, sie werden meist aber sehr unsicher, wenn dieselben geschlossen werden.

Ilyin (30) hat nun die Versuche von Delage auch an *Pterotrachea*, aber mit negativem Resultat wiederholt. Ich habe deswegen dasselbe Experiment mit *Pterotrachea* nachgemacht, um ihr Verhalten dabei nochmals zu prüfen und bin, wie folgender Versuch lehrt, zu denselben Schlüssen, wie Ilyin, gekommen.

Versuch 7.

a. Einer *Pterotrachea mutica* wird der linke Nervus opticus durchschnitten: es tritt keine Störung der Bewegung ein, und das Tier schwimmt ganz normal mit der Flosse nach oben.

b. Auch der rechte Sehnerv wird durchschnitten: auch jetzt tritt keine Gleichgewichtsstörung ein.

c. sobald man aber nun die linke Statocyste exstirpiert, tritt sofort das charakteristische Rollen nach rechts auf; und

d. nach der Exstirpation auch der rechten Statocyste stellt sich, wie immer, komplette Desorientierung ein.

Die Blendung allein hat also gar keine Wirkung auf die Erhaltung des Körpergleichgewichts, die Augen vermögen aber auch nicht, weder beim einseitig, noch beim beiderseitig seiner Statocysten beraubten Tiere die Statocysten zu ersetzen, wie es schon deutlich aus den Versuchen 4, 5 und 6 ersichtlich war, wo die Augen intakt blieben.

Aus dem Vergleich der Versuche 3 und 4 sahen wir schon, daß die Herabsetzung der Bewegung nicht gleichgroß war, wenn wir die Statocysten allein exstirpierten oder die Cerebropedalcommissuren durchschnitten; im letzteren Fall waren die Ausfallerscheinungen ausgesprochener, als im ersteren, so daß es scheint, daß der Muskeltonus nicht nur mit der Statocyste in Beziehungen steht, sondern daß er zum Teil auch von andern, vom Cerebralganglion kommenden Impulsen abhängt. Dieser Unterschied veranlaßte mich, weitere Versuche in dieser Richtung anzustellen: es frug sich vor allem, welche Wirkung die einseitige Durchschneidung der Cerebropedalcommissur auf die Haltung des Tieres ausübte und ob sie dieselben Erscheinungen hervorrief, wie die gleichseitige Entfernung einer Statocyste. Aufschluß darüber gaben folgende Experimente:

Versuch 8.

a. Einem Tier wurde die linke Cerebropedalcommissur durchschnitten: es trat ein Linksrollen und eine Linkskrümmung auf, auch linksseitige Manègedrehung.

b. Nach einiger Zeit wurde auch die rechte Cerebropedalcommissur durchtrennt: das Tier liegt eine Zeitlang wie betäubt, allmählich erholt es sich und kriecht langsam am Boden des Gefäßes herum, dann schwimmt es wieder, ist aber vollkommen desorientiert; auch sind die Bewegungen schlaffer wie sonst.

Gegenversuch 9.

a. Es wird einem andern Tier die rechte Cerebropedalcommissur durchschnitten: es tritt eine Rechtsrollung, schwache Rechtskrümmung und rechtsseitige Manègedrehung auf.

b. Nach Durchschneidung auch der anderseitigen Commissur tritt abermals komplette Desorientierung des Tieres auf.

Aus diesen beiden Versuchen folgt also, daß die einseitige Durchschneidung der Cerebropedalcommissur denselben Effekt hervorruft, wie die Entfernung der gegenüberseitigen Statocyste, denn bei linker Durchschneidung der Commissur tritt Linkskrümmung ein (Versuch 8 a), das heißt Erschlaffung der rechtsseitigen Muskulatur, also dasselbe, was eintritt, wenn man die rechte Statocyste exstirpiert (Versuch 6a). Das könnte, wie mir scheint, nur erklärt werden, wenn man annimmt, daß die von einer Statocyste ausgelösten Tonusimpulse in der Commissur der gekreuzten Seite zum Pedalganglion ziehen (Bahn *a* [grün] in Schema 2, Taf. XXIV), daß sie also im Cerebralganglion eine Kreuzung erfahren; und wirklich haben wir ja schon bei Betrachtung des Faserverlaufes in demselben gesehen, daß ein großer Teil der Staticusfasern hier eine solche Kreuzung erfährt. Im Pedalganglion erfahren die Cerebropedalcommissuren ebenfalls eine Kreuzung, was leicht auf Serienschnitten durch dasselbe und auch auf Totalpräparaten nachzuweisen ist, so daß es verständlich erscheint, daß Durchschneidung einer Commissur die Erschlaffung der Muskulatur der gekreuzten Seite hervorruft. Diese Betrachtungen wurden nun weiter von folgenden Experimenten bewiesen:

Versuch 10.

a. Einem Tiere wird die linke Statocyste exstirpiert: es tritt das gewöhnliche Rechtsrollen und Rechtskrümmung auf.

b. Nun wird die linke Cerebropedalcommissur durchtrennt: das Rechtsrollen hat aufgehört, dafür stellt sich aber jetzt eine schwache Linkskrümmung ein und nach einiger Zeit macht das Tier Manègebewegungen, wobei die gekrümmte linke Seite dem Centrum des beschriebenen Kreises zugewendet ist.

Digitized by Google

c. Als nun auch die rechte Cerebropedalcommissur durchschnitten wird, tritt vollständige Desorientation und allgemeine Schlaffheit ein.

Die Erscheinung der Umkehrung der Krümmung des Tierkörpers in diesem Versuch bei b. wird verständlich, wenn man folgendes bedenkt: die Linkskrümmung wird durch das Erschlaffen der rechtsseitigen Muskulatur infolge Zerstören der Bande zwischen dieser und der linken Commissur (vgl. Schema 2, Taf. XXIV)[1] bedingt. Wenn der Muskeltonus ausschließlich unter dem Einfluß der Statocysten stünde, so sollte schon jetzt (in b) Desorientierung und Atonie auftreten, denn in b. wurde der Zusammenhang (a^l grün) der rechten Muskulatur (r) mit der rechten Statocyste (st_r) gelöst, während der Zusammenhang (a^r grün) der linken Muskulatur (l) mit der zugehörigen linken Statocyste (st_l) noch früher (in a) zerstört wurde. Man sollte also schon nach b- Eingriff gleichseitige und gleichstarke Atonie erwarten; statt dessen aber beobachtet man noch eine Hypotonie der rechten Seite, was also darauf hinweist, daß linkerseits noch ein Tonus bestehen muß. Dieser Tonus kann nicht von der linken Statocyste ausgehen (Bahn a^r grün), da diese exstirpiert und die erwähnte Bahn somit zerstört ist; vielmehr kann er nur von Impulsen abhängen, die aus dem Cerebralganglion auf dem Wege der erhalten gebliebenen rechten Cerebropedalcommissur kommen [c^r rot). Diese Beobachtung ergänzt also die schon in den Experimenten 3 und 4 erwiesene Tatsache, daß die alleinige Entfernung der beiden Statocysten keine so starke Herabsetzung des Muskeltonus zur Folge hat, wie die Durchtrennung der beiden Commissuren, d. h. die Ausschaltung des ganzen Cerebralganglions.

Versuch 11.

a. Einem Tier wird die linke Statocyste exstipiert: wie immer tritt Rechtsrollung und Rechtskrümmung auf.

b. Hierauf wird die rechte Cerebropedalcommissur durchschnitten: es tritt eine noch ausgesprochenere Rechtskrümmung auf.

c. Auch die linke Commissur wird durchtrennt: Desorientation und Atonie stellen sich nunmehr ein.

Im Versuch 10 trat nach Durchschneidung der linken Commissur eine Umkehrung, im Versuch 11 dagegen stellt sich nach Durchschnei-

[1] Von der Bahn i (blau) muß vorläufig noch abgesehen werden; ihr Nachweis wird erst weiter geführt.

Digitized by Google

dung der rechten Commissur bei aufgehobenem linken Statocystentonus (a^r grün) eine Verstärkung der durch die linksseitige Entstatung bedingten rechten Krümmung ein, also eine Verstärkung der linksseitigen Hypotonie. Dies bestätigt die aus Versuch 10 gezogenen Folgerungen aufs deutlichste; denn man sieht leicht ein, daß die Differenz des Muskeltonus auf der linken und rechten Seite sich nach Durchschneiden der rechten Commissur vergrößern muß, wenn außer dem Statocystentonus (grün) noch ein selbständiger, sagen wir »Cerebraltonus« (rot) existiert; denn in b. (Versuch 11) wurde beim Durchtrennen der rechten Commissur auch dieser Cerebraltonus (c^r) für die linksseitige Muskulatur vernichtet, während rechterseits sowohl der Cerebraltonus (c^l rot) als auch der von der rechten Statocyste kommende Tonus (a^l grün), die beide in der unbeschäftigten linken Cerebropedalcommissur verlaufen, erhalten blieben. Dies muß natürlich der rechten Körpermuskulatur ein noch stärkeres Übergewicht über die linke geben.

Schließlich wurde noch eine letzte Reihe von Versuchen angestellt, die darauf hinzielten, den Statocystentonus (a grün) zu eliminieren, dagegen den Cerebraltonus (c rot) allein zu erhalten. Da, wie wir schon vorher sahen, der erstere in der Commissur der Gegenseite verläuft, so versuchte ich seine Ausschaltung dadurch zu bewirken, daß ich das Cerebralganglion in der Mittelebene durchschnitt und darauf in folgender Weise verfuhr:

Versuch 12.

a. Einem Tier wird das Cerebralganglion in der Sagittalebene durchschnitten: das Tier liegt zunächst betäubt am Boden des Gefäßes; allmählich erholt es sich jedoch und macht kriechende Bewegungen, meist mit dem Hinterende voran; nach einer Stunde etwa schwimmt es ganz munter im Gefäß herum, mit der Flosse nach oben; zwangsweise in die verkehrte Stellung gebracht, richtet es sich wieder normal auf, wenn auch nicht so prompt, wie es ein unversehrtes Tier tut. Die Bewegungen sind ersichtlich nicht mehr so energisch wie früher; nach einiger Zeit wird das Orientierungsvermögen geringer, das Tier schlägt Purzelbäume.

b. Weiter wird die linke Cerebropedalcommissur durchschnitten: es tritt eine ausgesprochene linksseitige Krümmung und Linksrollung auf.

c. Auch die rechte Cerebropedalcommissur wird durchtrennt: das Tier ist nun vollständig desorientiert.

Digitized by Google

Versuch 13.

a. Einem Tier wird das Cerebralganglion median halbiert: das Tier schwimmt ziemlich normal, nur schwächer und unsicherer.

b. Es wird ihm die linke Statocyste exstirpiert: es tritt eine linksseitige Krümmung und Linksrollung auf, wie auch Manègedrehung nach links hin, auch stellt sich das Tier vertikal, mit dem Kopf nach oben, unter fortgesetzter Linksrollung.

c. Nach Exstirpation der übrig gebliebenen rechten Statocyste tritt komplette Desorientierung auf.

Wir sehen aus diesen beiden Versuchen, daß das bloße Durchschneiden des Ganglions noch keine Desorientation hervorruft: woraus folgt, daß die Orientierungsimpulse auch von der Ganglionhälfte derselben Seite, in der die sie auslösende Statocyste sich befindet, ausgehen können; wohl ist aber der Tonus beider Körperseiten in gleichem Maß geschwächt, denn es treten keine einseitigen Zwangsbewegungen auf. Dies kann nicht wundernehmen, denn durch die Operation a wurden diejenigen Bahnen des Statocystentonus (a^l und a^r, grün), welche sich im Ganglion kreuzen, durchschnitten, wohl blieb aber beiderseits der Cerebraltonus (c^r und c^l, rot) in gleichem Maße bestehen. Im Versuch 12 wurde nun die linke Commissur und mit ihr auch die Bahn (c^l, rot) des zu der rechten Körperhälfte in Beziehung stehenden Cerebraltonus zerstört, was natürlich Hypotonie dieser Seite und daher Linkskrümmung hervorrufen mußte.

Der Versuch 13 aber, wo trotz der Erhaltung des beiderseitigen Cerebraltonus (c, rot), nach einseitiger Entstatung dennoch Hypotonie der gegenüberliegenden Körperseite auftrat, scheint dafür zu sprechen, daß von jeder Statocyste (st_r bzw. st_l) außer dem oben erwiesenen, in der gekreuzten Commissur verlaufenden Tonus (a^l bzw. a^r, grün), der auf die Muskulatur derselben Seite (r bzw. l), in der die Statocyste (st_r bzw. st_l) liegt, wirkt, noch weitere Tonusimpulse (i^r bzw. i^l, blau) für die Muskulatur der Gegenseite (l bzw. r) ausgehen, die in der mit der Statocyste gleichseitigen Commissur verlaufen. Wenn die Bahn a (grün) allein existieren würde, so sollte man im Versuch 13 nach deren beiderseitiger Zerstörung (infolge Ganglionhalbierens) erwarten, daß weitere einseitige Eingriffe von keinem Einfluß auf die Symmetrie der Haltung und Bewegung bleiben würden; dagegen erscheint eine solche sekundäre Asymmetrie wohl verständlich, wenn man das Vorhandensein noch einer zweiten, im Versuche unberührten, eben erörterten Bahn (i, blau) annimmt.

Digitized by Google

Der Ausfall der zwei folgenden Versuche überzeugte mich von dieser Erfahrung noch schlagender:

Versuch 14.

a. Einem Tier wird das Cerebralganglion median durchschnitten: das Tier schwimmt normal, aber schlaffer und unsicherer.

b. Es wird ihm hierauf die linke Statocyste exstirpiert: es tritt Linkskrümmung und Linksrollung auf.

c. Nun wird auch die linke Cerebropedal-Commissur durchschnitten: die Linkskrümmung wird noch ausgesprochener als vorher.

d. Es wird auch die rechte Statocyste exstirpiert: die Linkskrümmung bleibt bestehen.

e. Nach Durchschneiden auch der rechten Cerebropedalcommissur tritt nun die charakteristische Desorientierung auf.

Die Erklärung dieses Versuches wäre folgende: beim Durchschneiden der linken Commissur (in *c*) wurde der für die rechte Muskulatur (*r*) bestimmte Cerebraltonus (c^l, rot), der nach dem Eingriff in b. ihr allein noch übrig blieb, aufgehoben [ihr gleichseitiger Statocystentonus (a^l, grün) wurde beim Durchschneiden des Ganglions, ihr gegenüberseitiger Statocystentonus (i^l, blau) beim Exstirpieren der linken Statocyste vernichtet], während die linke Muskulatur (*l*) nur ihres gleichseitigen Statocystentonus (a^r, grün) bei der Halbierung des Ganglions beraubt wurde, so daß auf sie noch der Cerebraltonus (c^r, rot) und der gegenüberseitige Statocystentonus (i^r, blau) wirkten, weshalb sie das schon in b. über die rechte Seite erlangte Übergewicht auch in c. behaupten und sogar vergrößern konnte. Jetzt (d) wurde noch die rechte Statocyste entfernt: dadurch verlor die linke Körperseite ihren gegenüberseitigen Statocystentonus (i^r, blau), ihr Cerebraltonus (c^r, rot) blieb ihr jedoch erhalten, daher konnte sich die Haltung des Tieres nicht wesentlich ändern: es blieb linksgekrümmt. Erst nachdem auch dieser Tonus (c^r, rot) beim Durchschneiden der rechten Commissur (in *e*) eliminiert war, trat Ausgleichung und komplette Desorientierung ein.

Versuch 15.

a. Es wird einem Tier das Cerebralganglion median halbiert: das Tier erhält sich normal, nur sind die Bewegungen schlaffer und unsicherer.

b. Es wird ihm hierauf die linke Statocyste exstirpiert: es

Digitized by Google

tritt Linkskrümmung und Linksrollung, auch Linksmanègedrehung auf.

c. Nun wird die rechte Cerebropedalcommissur durchschnitten: das Tier erlangt eine schwache Rechtskrümmung.

d. Nach Entfernen der rechten Statocyste bleibt die Rechtskrümmung bestehen.

e. Erst nach Durchschneiden auch der linken Commissur stellen sich Atonie und vollständige Desorientierung ein.

Den Versuch erkläre ich mir folgendermaßen: nach dem Eingriff in b. behielten die Seiten, wie auch im vorigen Versuch, die rechte (*r*) nur den Cerebraltonus (c^l, rot), die linke (*l*) den Cerebraltonus (c^r, rot) plus den gegenüberseitigen Statocystentonus (i^r, blau); das Durchschneiden der rechten Commissur (in c) zerstörte die beiden letzteren Einflüsse auf die linke Körperseite, während die rechte ihren Cerebraltonus (c^l, rot) intakt behielt; dadurch erlangte sie ein Übergewicht über die nun atonische linke Seite (*l*), was sich in einer Umkehrung der Krümmung von der linken auf die rechte Seite äußern mußte. Der d-Eingriff, wobei die rechte Statocyste entfernt wurde, konnte keinen Einfluß üben, da ihr Tonus (a^l, grün) zu der rechten Muskulatur (*r*) schon beim Eingriff a infolge der Halbierung des Ganglions, der zu der linken Körperseite gehende (i^r, blau) beim c-Eingriff durch Unterbrechung der rechten Commissur vernichtet waren. Daß dabei alles wie in c blieb, bestätigt meine oben dargelegten Auseinandersetzungen durchaus.

Wenn wir nun kurz die aus den mitgeteilten Versuchen gewonnenen Resultate zusammenfassen, so finden wir, daß der Tonus der Körpermuskulatur bei *Pterotrachea* in einer gewissen Abhängigkeit von den Statocysten, die als Gleichgewichtsorgane zu betrachten sind, steht. Es scheint sicher, daß jede Körperseite unter dem Einfluß jeder der beiden Statocysten steht, wobei die von der gleichseitigen Statocyste kommenden Impulse (*a*, grün) in der gekreuzten Cerebropedalcommissur verlaufen, daß sie also eine Kreuzung im Cerebralganglion und eine zweite im Pedalganglion erfahren, während die von der gegenüberseitigen Statocyste kommenden Impulse (*i*, blau) in der gleichseitigen Commissur sich bewegen und daher nur eine Kreuzung im Pedalganglion erfahren. Außerdem steht der Tonus jeder Körperseite, wie wir fanden, noch in einer von den Statocysten unabhängigen, durch die Commissur der Gegenseite vermittelten, Beziehung zum

Cerebralganglion, die ich hier der Kürze halber als Cerebraltonus (*c*, rot) bezeichnet habe.

Ich habe über diese Versuche hier ziemlich ausführlich berichtet, weil gerade diese Tiere wegen ihrer Durchsichtigkeit, sowie die günstige Lage des Nervensystems und der Statocysten uns die mannigfaltigsten Kombinationen der operativen Eingriffe gestatten, was wohl die Aufklärung der dunklen Frage nach dem Faserverlauf und der gegenseitigen Beeinflussung im Nervensystem von Wirbellosen wesentlich erleichtern könnte.

Am Schluß dieses Kapitels möchte ich noch anführen, daß FRÖHLICH (19, S. 427) bei *Eledone*, wie auch bei *Penaeus* (20, S. 160) eine gesteigerte Reflextätigkeit nach Entstatung beobachten konnte, die sich in allgemeiner Unruhe, heftiger Retraktion der Tentakel bei leisester Berührung, Zunahme des Corneal- bezw. Conjunctivalreflexes u. a., äußerte. Ich konnte ähnliches bei *Pterotrachea* nicht beobachten; vielmehr schien mir eher, daß nach Entstatung eine Herabsetzung der Reflexerregbarkeit beim Berühren, Erschüttern und plötzlichen Belichten sich kundgibt, wie auch überhaupt die operierten Tiere in ihrem ganzen Verhalten meist matter erscheinen.

Ich will hier eine kurze Betrachtung folgen lassen über die möglichen Gründe, daß beiderseits entstatete und daher desorientierte Tiere meist mit der Flosse nach unten schwimmen, also umgekehrt wie normal. Das könnte vielleicht seine Erklärung darin finden, daß das desorientierte Tier in eine physikalisch stabilere Gleichgewichtslage gerät, denn bei der Stellung des Tierkörpers mit der Flosse nach unten befindet sich wohl der Schwerpunkt in einer tieferen, also stabileren Lage. Auf ähnliches Verhalten andrer entstateter Tiere haben schon BETHE bei *Mysis* (5, zitiert nach BEER, 3, S. 373) und BEER bei *Penaeus* (3, S. 374) hingewiesen. Der Umstand, daß diese Tiere, wie auch *Pterotrachea* de norma sich in einer labilen Lage bewegen, könnte vielleicht darauf hinweisen, daß eine solche Lage bei flinker Bewegung im Wasser gewisse Vorteile vor einer stabilen bieten dürfte.

3. Mechanismus des Funktionierens der Statocyste.

Nachdem wir uns überzeugt haben, daß die Statocyste von *Pterotrachea* und der Analogie auch der andern Heteropoden als Gleichgewichtsorgan funktioniert, ist es interessant, der Frage nach ihrem Mechanismus selbst etwas näher zu treten.

Das Prinzip solcher Organe ist ja allbekannt: der schwere Statolith drückt, je nach der Haltung des Tierkörpers, bald auf die einen,

Digitized by Google

bald auf die andern der mehr oder weniger starren Sinneshaare der Maculazellen, welche dann mittels ihrer Nervenfortsätze die erhaltenen Sinneseindrücke zum Cerebralganglion leiten, wo sie verarbeitet, koordiniert werden und das Tier über seine jeweilige Lage orientieren bzw. die adäquaten Reflexe auslösen.

Auf die wahrscheinliche Korrespondenz der Popularegionen in der rechten und der linken Statocyste habe ich schon auf Seite 389 hingewiesen, wie auch darauf (S. 347), daß die auf den ersten Blick merkwürdig erscheinende Lage der Macula, nämlich dem Nervenzutritt gegenüber, von der eigentümlichen Haltung der Heteropoden abhängt: nämlich mit der Flosse, der morphologisch ventralen Seite nach oben; es ist verständlich, daß die Macula, um bei solcher Haltung der Tiere Druckreize vom Statolithen zu empfangen, naturnotwendig physiologisch ventral, also morphologisch dorsal, d. h. vom Nerven abgewendet, sich ausbilden mußte.

Schon oben wurde das Spiel des Aufrichtens und Herabsinkens der Wimperbüschel der Sternzellen der Antimacula erwähnt; ich will nun versuchen dessen Mechanismus zu klären. Die Synchronie des Wimperaufrichtens aller dieser Zellen ist wohl verständlich, wenn man sich erinnert, daß sie innerviert und alle miteinander durch plasmatische Fortsätze verbunden sind, weshalb Zustandsänderungen der einen Zelle leicht auf die übrigen übertragen werden können.

Wie gesagt, stehen alle diese Zellen in Abhängigkeit vom Nervensystem, denn wie ich oben nachweisen konnte, werden sie sicher vom Nervus staticus und also vom Cerebralganglion innerviert. Es fragt sich aber, welcher Natur diese Innervation sein könnte, motorischer oder sensibler? Frühere Autoren, wie Leuckart (35), Leydig (36) und andre, die die Innervierung nicht beobachtet, jedoch postuliert haben, und auch Boll (9, S. 80), der auf Grund seiner Beobachtungen für sie eintrat, hielten sie für sensibel, indem sie diese Zellen als eigentliche Hörzellen betrachteten; ja man wollte sogar in der verschiedenen Länge der Cilien eine sehr vollkommene Einrichtung für die Wahrnehmung verschiedener Töne erblicken. Ich lasse hier aber besser ein Zitat von Ranke (41, S. 82) folgen, in welchem er diese Auffassung darstellt, ohne sich ihr jedoch selbst anzuschließen: »Nehmen wir mit den bisherigen Forschern an, daß diese Cilienbüschel akustische Endapparate des Ohres sind, so scheint das Gehörorgan durch das Aufrichten der Cilienbüschel gegen den Otolithen außerordentlich geeignet, Tonempfindungen in dem Helmholtzschen Sinne des Mitschwingens zu vermitteln. Die Cilien scheinen straff an dem Otolithen anzuliegen,

Digitized by Google

indem sie wie Radien nach fast allen Seiten der Kugel von ihm ausstrahlen. Sie erscheinen als musikalische Saiten, welche durch die unter ihnen hinziehenden akustischen Wellenbewegungen der Endolymphe in Mitschwingungen versetzt werden können. Je nach ihrer verschiedenen Länge, der auch eine Verschiedenheit in der Dickendimension entspricht, erscheinen die einzelnen Cilienbüschel geeignet, durch verschiedene Töne in verschiedenstarker Weise in Mitschwingungen versetzt zu werden. Wir glauben ein musikalisches Instrument von dem Bau einer Harfe oder des Inneren eines Klaviers vor uns zu sehen, deren verschieden lange, verschieden dicke, gespannte Saiten so geeignet sind, bei verschiedenen Tönen in Mitschwingungen zu geraten.«

Neuerdings hält auch Beer (3, S. 379, Fußnote) die fraglichen Zellen bei *Pterotrachea* für sensibel, soweit es aus seiner kurzen Fußnote hervorgeht (er sagt aber selbst, seine Ansicht wäre vorläufig ganz hypothetisch). Freilich glaubt er nicht an ihre akustische Funktion, vielmehr sollen sie statische Reize vermitteln und zwar in folgender Weise: »Es könnten«, meint er (ibid.), »in so gebauten Statocysten Drehungen durch ein drehendes Vorübergleiten der Kugel an den Cilien, Veränderungen der Beschleunigung nach verschiedenen Richtungen durch Druck auf jeweils verschiedene Cilienspitzen angezeigt werden.«

Claus (12, S. 109 u. 113) und Ranke (41, S. 82, § 3) waren es, die diesen Wimperborstenzellen sensible Funktionen entschieden absprachen, wobei letzterer darauf hinwies, daß der ganze fragliche Vorgang des Wimperaufrichtens darauf eingerichtet zu sein scheint, um den Statolithen gegen die allein mit eigentlichem Sinnesepithel, und zwar, wie sie beide glaubten, Hörepithel, ausgerüstete Stelle der Statocyste, nämlich die Macula, zu stoßen. Da es Ranke schien, daß das Aufrichten auf verschiedene Reize hin erfolgte, so sprach er es als einen Reflexvorgang, als eine Art Accommodation an (41, S. 93); freilich leugnete er (wie auch Claus) die Innervation der Wimperborstenzellen und wurde dadurch zu einer ganz unwahrscheinlichen Auffassung des Vorganges gedrängt; er glaubt nämlich, daß die Sinneszellen der Macula in einer vom Centralnervensystem vermittelten reflectorischen Beziehung zu den Lateralsträngen stünden, die er für Muskeln hielt. Letztere sollten sich mit feinen Sehnen an die Basis der Wimperborstenzellen heften und bei ihrer Kontraktion an den basalen kugelig-abgerundeten Enden der Wimperborsten ziehen, die als Gelenkköpfe wirkten, worauf das Aufrichten erfolgen sollte (41, S. 95).

Digitized by Google

Ich stimme der Auffassung Rankes bei, daß die Wimperborstenzellen keine reizempfangenden Organe sein können, wie auch dem, daß das Aufrichten der Wimpern zum Fixieren des Statolithen und seiner Annäherung an die Macula dient (vgl. auch S. 358, Textfig. 4 u. 5), dagegen glaube ich mich nach den morphologischen Befunden berechtigt, zu behaupten, daß der Anstoß zur Aufrichtung vom Centralnervensystem mittelst der Nervenfortsätze dieser Zellen erfolgt, so daß ihre Innervierung, meiner Meinung nach, motorischer Natur sein dürfte. Das wird auch dadurch bestätigt, daß beim Kneifen des Nervus staticus mit einer Pinzette zuweilen (jedoch nicht immer: woran letzteres liegt, vermag ich nicht anzugeben) ein plötzliches Aufrichten der Wimperborsten eintritt. Dies gilt auch für isolierte Statocysten, wo der Zusammenhang der sensiblen und der motorischen Nervenfasern mit dem Cerebralganglion aufgehoben ist, was gegen Rankes Annahme einer reflectorischen Verbindung zwischen Reizreception und Wimperaufrichten sprechen muß.

Ich will nun den erwähnten Vorgang etwas näher betrachten. Alle Autoren sind bis jetzt von der Annahme ausgegangen, daß die Aufrichtung der Wimpern in der Heteropoden-Statocyste die eigentlich tätige Phase sei, daß sich dagegen die Wimperborsten und ihre Zellen in der Ruhe befinden, wenn erstere der Statocystenwand anliegen. Ich halte nun gerade das Entgegengesetzte für richtig, und zwar aus Gründen, die ich auch schon oben (S. 359) erwähnte. Bei nicht fixierten, also vom Tod nicht plötzlich überraschten, sondern allmählich abgestorbenen Statocysten fand ich fast immer sämtliche Wimperborsten in aufgerichteter Stellung; beim Zerzupfen frischer Statocysten gelang es mir einige Male Wimperbüschel samt ihrem Polster von der Zelle isoliert zu erhalten, sie waren in solchen Fällen stets aufgerichtet, nie gekrümmt; schließlich konnte ich an lebenden Statocysten beobachten, daß die Cilien in der gekrümmten, vermeintlichen »Ruhelage« ganz leise zitterten, und zwar nicht nur mit ihren Enden, sondern in ihrer ganzen Länge bis zur basalen Knickungsstelle hin.

Auch folgende Überlegungen führen zu derselben Auffassung: in der »Ruhelage« schwebt der specifisch schwere Statolith in der Mitte der Statocyste; wie ist denn das möglich, fragt man sich zunächst? Nun, das ist wohl möglich, wenn auf den Statolithen ein Druck ausgeübt wird, der seiner Schwere entgegen wirkt. Wodurch könnte aber der Druck bedingt sein? In unserm Falle selbstverständlich nur durch Strömungen in der Statolymphe, die, wie es mir scheint, durch das erwähnte leise Zittern der Wimperborsten in der vermeintlichen »Ruhe-

Digitized by Google

lage« hervorgerufen werden. Und zwar müßten hier diese Strömungen den durch die Pfeile in Textfig. 4 (S. 358) angedeuteten Weg in der Statocyste nehmen, worauf mich Herr Prof. BÜTSCHLI aufmerksam machte: also vom antimaculären Pol allseitig den Wandungen entlang zur Macula hinab und von hier springbrunnenartig aufsteigend gegen den Statolithen; weiter würden sie, diesen allseitig umspülend, wieder zum antimaculären Pol heraufsteigen. Das Spiel wäre etwa zu vergleichen mit dem jedermann bekannten Tanzen einer Glaskugel im Wasserstrahl eines Springbrunnens. Ein Zittern des Statolithen in der Schwebelage ist schon älteren Forschern aufgefallen; es wird wohl dadurch bedingt sein, daß bald eine, bald andre Strömungen überwiegen und den Statolithen im entsprechenden Sinne zu drehen suchen.

An aufgerichteten Wimperborsten konnte ich keine Schwingungen wahrnehmen, selbst nicht ihrer freien Enden, wie es BOLL (9, S. 78) gesehen haben will (er sagt aber selbst, diese feine Bewegung wäre passiv).

Von Zeit zu Zeit, anscheinend rhythmisch, wird die Kontraktion der Cilien durch vom Ganglion kommende Impulse aufgehoben, sie werden gleichsam entspannt und richten sich vermöge ihrer Elastizität auf, wobei sie den Statolithen gegen die Macula drängen, wo dieser, nach Aufhören der Rotation der Schwere folgend, je nach seiner und des Tieres Lage auf die Sinneshaare der verschiedenen Sinneszellen drückt und so dem Tiere Aufschluß über dessen Lage erteilt; die große Centralzelle scheint dabei allein die normale horizontale, die übrigen Sinneszellen die verschiedenen Inclinationslagen anzugeben.

Unwillkürlich rollt sich die Frage auf, welchen Sinn der ganze Vorgang des rhythmischen Wimperaufrichtens haben könnte? Vom teleologischen Standpunkt aus betrachtet, scheint er mir ganz zweckmäßig zu sein: es könnte damit eine größere Leistungsfähigkeit des Organs bezweckt sein, denn beim Abheben des Statolithen von der Macula wird den Sinneszellen die Möglichkeit gegeben, sich auszuruhen, und beim nächsten Aufdrücken des Statolithen wieder gleich reizempfindlich zu sein, während sie die stete Reizung durch den Statolithen unnütz ermüden und bald gegen die Reize abstumpfen würde. Somit würde das Tier über seine jeweilige Lage nicht kontinuierlich, sondern in rhythmisch aufeinanderfolgenden Zeitintervallen informiert sein. Es scheint mir nicht ausgeschlossen, daß die Frequenz dieser Rhythmik von der Schnelligkeit, mit welcher das Tier sich jeweils bewegt, abhängen könnte; ich muß aber entschieden ihre reflectorische

Digitized by Google

Abhängigkeit von den von der Macula ausgelösten Reizen in Abrede stellen; denn außer den schon oben angeführten Gründen (S. 407) ist es nicht leicht einzusehen, welchen Sinn eine Korrelation zwischen der Lage des Tieres und einer Accommodationseinrichtung für bessere Orientierung über diese Lage haben könnte, es scheint vielmehr von größerem Vorteil, daß das Organ in allen Lagen des Tieres eine gleichscharfe Empfindlichkeit aufweisen könnte.

Noch eine letzte Frage und der Versuch deren Beantwortung drängen sich mir auf, nämlich die, wodurch die Kontraktion der Cilien in der sogenannten »Ruhelage« und ihre rhythmische Entspannung bedingt werden könnten? Man könnte sich ja vielleicht denken, daß sie vom Cerebralganglion aus tonisch erregt werden und infolgedessen im Zustande einer dauernden Kontraktion verharren, und daß dann zeitweise durch irgendwelche Einflüsse dieser Tonus im Ganglion rhythmisch aufgehoben werde. Daß dem aber nicht so sein kann, wird durch das Fortdauern des Wimperborstenspieles bei isolierten Statocysten bewiesen: denn wenn eine tonische Erregung durch das Cerebralganglion existierte, so müßte sie nach Durchschneidung des Nervus staticus schwinden, die Wimperborsten sollten sich entspannen, aufrichten und in dieser Lage verharren; das ist aber tatsächlich nicht so: die abwechselnden Kontraktionen und Entspannungen dauern fort, wenn auch unregelmäßiger als sonst. Das spricht dafür, daß der Grund der Kontraktion in den Wimperborstenzellen selbst liegen muß, daß dieselbe also autonom erfolgt, wie es allgemein für Flimmerepithel bekannt ist. Die sich aber in Entspannung äußernde Reaktion derselben auf das Kneifen des Nervus staticus, sowie die zweifellose Innervation dieser Zellen weisen darauf hin, daß der sich rhythmisch wiederholende Anstoß zur Entspannung der Cilien vom Cerebralganglion kommt; durch einen Nervenimpuls wird die autonome Kontraktion der Borsten zeitweilig sistiert, worauf sie nach Schwinden dieses Impulses wieder zur autonom erfolgenden Kontraktion zurückkehren, die für das Schweben des Statolithen und inzwischen Ausruhen der Sinneszellen notwendig ist.

Gegen den centralen Ursprung des rhythmischen Anstoßes zur Entspannung der Wimperborsten spricht scheinbar das Fortbestehen des Spieles an isolierten Statocysten, aber, wie ich glaube, nur scheinbar, denn die Erregung der motorischen Nervenfasern könnte ja in solchem Falle von dem Absterbeprozeß an deren quergeschnittenen Enden bedingt sein; es dürften dabei vielleicht auch noch andre Faktoren im Spiele sein, die ihrerseits auf den Gang des Wimperspieles

Digitized by Google

einwirken könnten: so z. B. der schon von RANKE (41, S. 80) angegebene Erstickungskrampf. Darauf würde auch die Unregelmäßigkeit des Spieles bei isolierten Statocysten hinweisen.

4. Funktionen der accessorischen Organe der Statocyste.

Um Wiederholungen zu vermeiden, will ich hier nicht näher auf dieselben eingehen, denn sie wurden eingehend bereits bei der Besprechung der Morphologie dieser Gebilde (S. 380 u. 382) erörtert, ich will hier nur kurz daran erinnern, daß ich den Medianstrang für ein muskulöses Organ halte, das vielleicht auf die Spannung der Hüllkapsel der Statocyste und indirekt auf die Ränder der Centralzelle einzuwirken imstande wäre, während die Lateralstränge, wie mir scheint, nur eine bindegewebige Aufhängevorrichtung der Statocyste darstellen, deren einzelne Strangzellen wohl sehr dehnbar, nicht aber kontraktionsfähig zu sein scheinen; mir wenigstens gelang es nie, sie sich kontrahieren zu sehen, während das in bezug auf den Medianstrang wohl gelang, wie schon Seite 381 erwähnt wurde. Ich habe die Lateralstränge mehrmals mit einer Präpariernadel angestochen, mit Pinzette gekniffen, aber alles resultatlos. Schließlich wollte ich die Angelegenheit noch in andrer Weise prüfen. Ich habe gelegentlich beobachtet, daß Injektion von Curare die Reflexerregbarkeit der Tiere sehr erhöht und sie zuweilen in einen Zustand, ähnlich dem Strychnintetanus bei Wirbeltieren, versetzt (das Tier wurde beim leisesten Anrühren ganz rigid, während normal es sich beim Berühren nach der getroffenen Seite wendet; Strychnin hatte auf *Pterotrachea* keine charakteristische Wirkung, obgleich es sie rasch abtötete; auf Crustaceen hingegen wirkt Strychnin nach BEER [2, S. 21] in derselben Weise wie auf Wirbeltiere). Ich brachte daher ein curarisiertes Tier in das Fixiergestell und beobachtete die Lateralstränge: von einer Kontraktion derselben war nichts zu sehen, während die Körpermuskeln im Zustande dauernder Zusammenziehung verharrten. Das erwähnte Gift, wie auch Strychnin, hatte scheinbar keine Wirkung auf die Statocyste. Dennoch wären weitere Versuche sehr wünschenswert, denn die erwähnten Experimente geschahen kurz vor meiner Abreise aus Messina und konnten nicht ausgiebig behandelt werden.

Am Schluß dieser Untersuchungen sei es mir gestattet, meinem hochverehrten Lehrer, Herrn Professor Dr. BÜTSCHLI, sowie auch Herrn Professor Dr. SCHUBERG, meinen verbindlichsten Dank für das ständige Interesse, die freundliche Unterstützung und manchen wert-

Digitized by Google

vollen Rat beim Ausführen dieser Arbeit auszusprechen. Ferner möchte ich noch Worte des Dankes an die Herren Professor Dr. v. DAVIDOFF und Professor Dr. L. NICOTRA richten für die freundliche Überlassung eines Arbeitsplatzes an der Zoologischen Station zu Villefranche sur Mer bzw. im Zoologischen Institut zu Messina.

Heidelberg, im September 1907.

Literaturverzeichnis.

1. APÁTHY, 97, Das leitende Element des Nervensystems und seine topographischen Beziehungen zu den Zellen. Mitt. a. d. Zool. Station zu Neapel. Bd. XII. S. 495—748.
2. TH. BEER, 98, Vergleichend-physiologische Studien zur Statocystenfunktion. I. Über den angeblichen Gehörsinn und das angebliche Gehörorgan der Crustaceen. PFLÜGERS Arch. Bd. LXXIII. S. 1—41.
3. — 99, II. Versuche an Crustaceen (Penaeus membranaceus). PFLÜGERS Arch. Bd. LXXIV. S. 364—382.
4. H. BEHRENS, 99, Anleitung zur mikrochemischen Analyse, 2. Aufl. L. Voss.
5. A. BETHE, 95, Die Otocyste von Mysis. Zool. Jahrbücher, Anat. Abt. Bd. VIII. S. 544—561.
6. — 94, Über die Erhaltung des Gleichgewichts. I. Biol. Centralblatt. Bd. XIV. S. 95—114.
7. — 94, Dasselbe. II. Teil. ibid. S. 563—582.
8. — 97, Das Nervensystem von Carcinus maenas. Arch. f. mikrosk. Anatomie. Bd. L. S. 460.
9. F. BOLL, 69, Beiträge zur vergleichenden Histologie des Molluskentypus. Arch. f. mikr. Anat. Bd. V. Supplement S. 73—91.
10. O. BÜTSCHLI, 98, Untersuchungen über Strukturen. Leipzig, Wilhelm Engelmann.
11. — 07, Über die Natur der von BIEDERMANN aus Krebsblut und Krebspanzer erhaltenen Kristalle. Biolog. Centralbl. Bd. XXVII. S. 457—466.
12. C. CLAUS, 76, Das Gehörorgan der Heteropoden. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XII. S. 103—117.
13. — 78, Über den akustischen Apparat im Gehörorgan der Heteropoden. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XV. S. 341—348.
14. O. COHNHEIM, 04, Chemie der Eiweißkörper. 2. Aufl. Braunschweig, Vieweg.
15. Y. DELAGE, 87, Sur une fonction nouvelle des otocystes comme organes d'orientation locomotrice. Arch. de zool. expér. 2 Série. Tome V. p. 1—26.
16. TH. W. ENGELMANN, 87, Über Funktion der Otolithen. Zool. Anz. Bd. X. S. 439—444.

Digitized by Google

17. J. R. Ewald, 92, Physiologische Untersuchungen über das Endorgan des Nervus octavus. Wiesbaden, Bergmann.
18. H. Fol, 76, Sur le développement des Hétéropodes. Arch. de zool. expériment. Tome V.
19. A. Fröhlich, 03, Studien über die Statocysten. I. Versuche an Cephalopoden und Einschlägiges aus der menschlichen Pathologie. Pflügers Arch. Bd. CII. S. 415—472.
20. — 04, II. Versuche an Krebsen, Pflügers Arch. Bd. CIII. S. 148—168.
21. — 04. Über den Einfluß der Zerstörung des Labyrinthes beim Seepferdchen, nebst einigen Bemerkungen über das Schwimmen dieser Tiere. Pflügers Arch. Bd. CVI. S. 84—90.
22. O. v. Fürth, 03, Vergleichende chemische Physiologie der niederen Tiere. Jena, Gustav Fischer.
23. C. Gegenbaur, 55, Untersuchungen über Pteropoden und Heteropoden. Leipzig.
24. A. Gurwitsch, 04. Morphologie und Biologie der Zelle. Jena, G. Fischer.
25. P. Harting, 72, Recherches de morphologie synthétique sur la production artificielle de quelques formations calcaires organiques. Naturk. Verhandel. d. k. Akad. Amsterdam. Afdel. d. Nat. Deel 14. 84 p., 4 Taf.
26. V. Hensen, 63, Studien über das Gehörorgan der Decapoden. Diese Zeitschr. Bd. XIII. S. 319—402.
27. — 93, Vortrag gegen den sechsten Sinn. Arch. f. Ohrenheilkunde. Bd. XXXV. S. 161—177.
28. — 99, Wie steht es mit der Statocysten-Hypothese? Pflügers Archiv. Bd. LXXIV. S. 22—42.
29. F. Hoppe-Seylers Handbuch der physiologisch- und pathologisch-chemischen Analyse, bearb. von H. Thierfelder, 03, 7. Aufl. Berlin.
30. P. Ilyin, 00, Das Gehörbläschen als Gleichgewichtsorgan bei den Pterotracheidae. Centralbl. f. Physiol. Bd. XIII. S. 691—694.
31. — 01, Dasselbe, im Physiologiste russe. Vol. II. S. 19—34.
32. A. Kreidl, 92, Weitere Beiträge zur Physiologie des Ohrlabyrinthes. II. Versuche an Krebsen. Sitzungsber. d. k. Akad. d. Wissensch., math.-naturw. Klasse. Bd. CII, H. 1, Abt. 3, S. 149—174.
33. Lee u. Mayer, 01, Grundzüge der mikroskopischen Technik. 2. Aufl.
34. O. Lehmann, 06, Flüssige Kristalle und die Theorien des Lebens. Vortrag. Leipzig, J. A. Barth.
35. R. Leuckart, 54, Zoolog. Untersuchungen. Heft III.
36. F. Leydig, 63, Anat. Bemerkungen über Carinaria, Firola und Amphicora. Diese Zeitschr. Bd. III. S. 325—332.
37. — 71, Über das Gehörorgan der Gastropoden. Arch. f. mikr. Anat. Bd. VII. S. 202—218.
38. W. v. Nathusius, 90, Untersuchungen über die Hartingschen Körperchen. Diese Zeitschr. Bd. XLIX. S. 602—648.
39. W. Polowzowa, 03, Über contractile Fasern in einer Flimmerepithelart und ihre funktionelle Bedeutung. Arch. f. mikr. Anat. Bd. LXIII. S. 365—388.
40. A. Pütter, 04, Die Flimmerbewegung. Ergebnisse der Physiol. II. Abt. II. Jahrg. S. 1—102.

Digitized by Google

41. J. RANKE, 75. Der Gehörvorgang und das Gehörorgan bei Pterotrachea. Diese Zeitschr. Supplement zu Bd. XXV. S. 77—102.
42. — 76. Das akustische Organ im Ohre der Pterotrachea (Erwiderung an CLAUS). Arch. f. mikr. Anat. Bd. XII. S. 565—569.
43. G. RETZIUS, 01, Zur Kenntnis des Gehörorganes von Pterotrachea. Biol. Untersuchungen. (2) 10. S. 34—36.
44. K. C. SCHNEIDER, 02, Vergleichende Histologie. Jena, G. Fischer.
45. A. SCHUBERG, 03, Untersuchungen über Zellverbindungen. I. Teil. Diese Zeitschr. Bd. LXXIV.
46. B. SOLGER, 99, Zur Kenntnis des Gehörorgans von Pterotrachea. Schriften d, Naturf. Gesellsch. in Danzig. Neue Folge. Bd. X, Heft 1. S. 65—76.
47. M. VERWORN, 91, Gleichgewicht und Otholithenorgan. PFLÜGERS Archiv. Bd. L, S. 423—472.

Erklärung der Abbildungen.

Bezeichnungen:

A, Auge;
a^l, Bahn des gleichseitigen Statocystentonus, in der linken Cerebropedalcommissur verlaufend;
a^r, id. in der rechten Commissur verlaufend;
ah, äußere Haut;
am, Muskel an der Basis des Auges;
bgz, Bindegewebszüge;
bk, Basalkörnchen;
C, Cilien;
c^l, Bahn des Cerebraltonus, in der linken Commissur verlaufend;
c^r, id. in der rechten Commissur verlaufend;
ccb, Commissura cerebro-buccalis;
ccp, Commissura cerebro-pedalis;
cr, Crusta;
cu, Cuticula;
d, dickes Staticusbündel im Gangl.
e, Einschnürung des Nervus staticus.
ef, Fäden in den vier Pericentralzellen;
f, plasmatische Fortsätze der Pericentralzellen;
fbr, Fibrillen in dem Nervenausläufer;
fe, frei endigender Fortsatz der Wimperborstenzellen;
ff, feine Fäden in d. Wimperborstenzellen;
Fl, Flächenschnitt;
fr, freie Enden der Sinneshaare;
fs, feines Staticusbündel im Cerebralganglion;
G, Cerebralganglion;
g, Schichtengruppe im Statolithen;
gg, Grenzen der Schichtengruppen;
h, hintere Partie des Kopfganglions;
hdn, hinterer dorsaler Nerv;
hh, heller Hof um das Polster in den Wimperborstenzellen;
hk, Hüllkapsel der Statocyste;
hls, hinterer Lateralstrang;
hvn, hinterer ventraler Nerv;
i^l, Bahn des gekreuzten Statocystentonus, in der linken Commissur verlaufend;
i^r, id. in der rechten Commissur;
k, Zellkerne;
km, Hohlkämmerchen;
kn, knopfartige Verdickungen der Enden des Medianstranges;
L, Längsschnitt;
l, linke Körperseite;
ld, lateral-dorsale Zellanhäufung im Cerebralganglion;
lm, Lumen der Statocyste;
ln, feiner lateraler Nerv;

Digitized by Google

ls, Augenlinse;
lz, Zellen der Lateralstränge;
M, Macula;
md, morphologisch-dorsale Portion des Kopfganglions;
ml, seitliche Körpermuskulatur;
ms, Medianstrang;
mz, Zellen des Medianstranges;
n, Nervenfortsatz;
nbo, Nervus basalis oculi;
nd, Nodositäten im Nervenverlaufe;
ndp, Nervus dorsalis proboscidis;
nf, Nervenfasern der Sinneszellen;
nfb, Nervenfasern der Wimperborstenzellen;
nm, Nervenfasermeridiane;
n.opt, Nervus opticus;
ns, Nervenscheide;
n.st, Nervus staticus;
nt, Nervus tentacularis;
nvo, Nervus ventralis oculi;
o, Hohlraum in der Achse der Cylinderplatte der kleinen Sinneszellen;
p, Wimperplatte;
pg, Pedalganglion;
plz, Pflasterzellen;
pr, Polster der Wimperborstenzelle;
pst, peripheres Stück;
pzz, Pericentralzellen;
Q, Querschnitt;
q, intensiv gefärbte Querschnitte der intracellulären Fäden in den Wimperborstenzellen;
r, rechte Körperseite;
S, Statolith;
s, seitliche Portion des Kopfganglions;
sch, Einzelne konzentrische Schicht;
sg, Grenzen der einzelnen Schichten;
st_l, linke Statocyste;
st_r, rechte Statocyste;
stf, sternförmige bindegewebige Bildung, an der sich der vordere Lateralstrang anheftet;
stz, kleine Stützzellen;
sz, kleine Sinneszellen;
ü, von einem Meridian zum andern übertretende Nervenfasern;
up, unterste Partie der Sinneswimpern, in Gallerte eingebettet;
v, vordere Portion des Kopfganglions;
vf, Verbindungsfäden mit andern Wimperborstenzellen;
vls, vorderer Lateralstrang;
vsn, ventraler seitlicher Nerv;
wb, Wimperbüschel der Wimperborstenzellen;
wbz, Wimperborstenzellen;
ww, Wimperwurzeln;
zms, centrale Stücke des Medianstranges;
zp, cylindrische Platte der kleinen Sinneszellen;
zst, centrales Stück;
zw, Zwischenstück;
zz, Centralzelle.

Die Untersuchungen sind sämtlich mit einem Leitzschen Mikroskop ausgeführt worden.

Tafel XX.

Fig. 1—8. Allgemeine Verhältnisse der Heteropoden-Statocyste.

Fig. 1. Allgemeines Aussehen der Statocyste mit Weglassung der accessorischen Organe. Es treten deutlich die sternförmigen Wimperborstenzellen (*wbz*) mit ihren Kernen (*k*) und Polster (*pr*) hervor; sie werden von feinen Nervenfasern (*nfb*), die vom Nerv. staticus kommen, innerviert. Die Zellen stehen untereinander durch Fortsätze in Verbindung. Die helleren Felder zwischen ihnen sind die indifferenten Pflasterzellen (*plz*), deren Kerne sich vom hellen Grunde des flüssigeren Protoplasmaleibes scharf abheben. Von den Meridianzügen der Nervenfasern ist wenig zu sehen. Im Innern der Cyste schwebt der dunkle, hier nicht besonders große Statolith (*S*). *Pterotrachea mutica*. Formol 10 %. Hämalaun. Vergr. 150.

Digitized by Google

Fig. 2. Statocyste lebend nach vitaler Methylenblaufärbung am ganzen Tiere im Fixiergestell (siehe Textfig. 1) untersucht. Man sieht die vom Nervus staticus (*n.st*) ausstrahlenden Meridianzüge der zur Macula ziehenden Nervenfasern (*nm*); in ihrem Verlauf weisen sie Nodositäten (*nd*) auf; auch von einem zum andern Meridianzug übertretende Fasern (*ü*) sind zu sehen. Der Nerv entspringt von der seitlichen Portion des Ganglions (*s*) und besitzt an der Zustrittsstelle zur Statocyste eine Einschnürung (*e*). Man kann an dem Präparat jede Nervenfaser für sich bis zum Eintritt in das Ganglion verfolgen. *Pterotrachea coronata.* Vergr. 80.

Fig. 3. Ausbreitung des Medianstranges auf der Oberfläche der Statocyste. Von den Strangzellen (*mz*) mit Kernen (*k*) gehen eine Menge feinster, sich reich verästelnder plasmatischer Fortsätze aus, die sich an die bindegewebige Kapselwand mit knopfartigen Verdickungen (*kn*) ansetzen. Von den Epithelzellen sieht man nur die Polster (*pr*) der Wimperborstenzellen mit dem Cilienbüschel (*wb*). *Pterotrachea mutica.* Isoliert und lebend in Seewasser untersucht. Vergr. 335.

Fig. 4. Flächenschnitt der Statocystenwand in der Nähe des Nervenzutrittes. Vom Nerven ist die bindegewebige Nervenscheide (*ns*) angeschnitten; im oberen Teil der Figur (*Q*) ist die Wand der Statocyste quergetroffen, so daß man hier nur die Querschnitte der unter der Hüllkapsel (*hk*) ziehenden Nervenfasern (*nf*) sieht; auch der Kern (*k*) einer Wimperborstenzelle ist sagittal getroffen. Der untere Teil (*Fl*) stellt den eigentlichen Flächenschnitt dar; hier sind die Nervenfasern (*nf*) längsgetroffen. *Pterotrachea coronata.* Formol 10 %. Hämalaun. Vergr. 1500.

Fig. 5. Sagittalschnitt einer ganzen Statocyste. In der Mitte der Macula ist die große sensible Centralzelle (*zz*), von den vier (in der Figur zwei) großen pericentralen Stützzellen (*pzz*) umgeben, die unter der Cuticularplatte (*cu*) eine Plasmaansammlung mit Kern (*k*) besitzen, einen stark vacuolisierten Bau aufweisen und deren Plasma (*f*) ein dichtes, an die Hüllkapsel (*hk*) sich ansetzendes Netzwerk bildet; die Punkte stellen die Querschnitte der Plasmafäden dar. Peripher folgen die kleinen Sinneszellen (*sz*) mit bläschenförmigen Kernen (*k*) und dazwischen spärliche kleine Stützzellen (*stz*) mit stabförmigen, kompakten Kernen (*k*). Hierauf flacht sich das Epithel ab und geht allmählich in die Antimacula über; von dieser sieht man die Wimperbüschel (*wb*) und Kerne (*k*) der Wimperborstenzellen in das Lumen (*lm*) der Statocyste hineinragen. Im obersten Teil der Figur (*) ist ein Stück Wand der Antimacula flach angeschnitten, man sieht hier Kerne (*k*) der Epithelzellen und Nervenfasermeridiane (*nm*). *Pterotrachea coronata.* Flemming. Hämatoxylin — van Gieson. Vergr. 555.

Fig. 6. Schnitte durch den Nervus staticus. *Q*: Ein Querschnitt: quergeschnittene Nervenfasern (*nf*), umhüllt von der bindegewebigen Nervenscheide (*ns*), dicht unterhalb welcher Kerne (*k*) als Reste der sie erzeugenden Bindegewebszellen sich befinden; auf dem Längsschnitt (*L*) ist das gleiche in andrer Anordnung zu sehen. *Pterotrachea coronata.* Formol 10 %. Hämalaun. Vergr. 555.

Fig. 7. Sagittalschnitt durch die Nervenzutrittsstelle. Man sieht, wie die Nervenscheide (*ns*), unter der sich Kerne (*k*) finden, in die Hüllkapsel der Statocyste (*hk*) übergeht. Auch ist der Übergang der Nervenfasern auf die Statocyste und ihr Verlauf (*nm*) zwischen deren Epithel mit Kernen (*k*) und Hüllkapsel, wie auch einzelne quergetroffene Nervenfasern (*nf*) gut zu sehen. Man sieht

Digitized by Google

auch eine Wimperborstenzelle mit ihrem Wimperbusch (*wb*). Neben dem Nerven liegt ein Teil des längsgetroffenen Medianstranges (*ms*). *Pterotrachea coronata.* Formol 10 %. Hämalaun. Vergr. 555.

Fig. 8. Vitale Methylenblaufärbung einer ganzen Statocyste. Man sieht die intensiv blau gefärbten Nervenfasern (*nf*), die gegen die Macula (*M*) ziehen und hier in die kleinen Sinneszellen (*sz*) übergehen; in ihrem Verlaufe sind Nodositäten (*nd*), wahrscheinlich postmortale Erscheinungen, anzutreffen. Auch die große Centralzelle (*zz*) ist blau gefärbt. In der Antimacula sind nur die Polster (*pr*) der Wimperborstenzellen gefärbt, von welchen die Wimperborstenbüschel (*wb*) sich erheben. Der Statolith (*S*) schimmert durch. *Pterotrachea coronata.* Isoliert und in Seewasser lebend untersucht. Vergr. 150.

Tafel XXI.

Fig. 9—24. Histologische Verhältnisse der Macula.

Fig. 9—11. Drei Sagittalschnitte durch die Centralzelle (*zz*) und ihre nächste Umgebung. In dieser Zelle selbst sieht man den Kern (*k*) und die sog. Crusta (*cr*) mit darin eingelagerten Basalkörnchen (*bk*), die zelleinwärts mit den Wimperwurzeln (*ww*) in Zusammenhang stehen. Die Zelle bildet an der Basis eine Vorwölbung (*). Es sind auch die Pericentralzellen (*pzz*) zu sehen, bedeckt von einer Cuticula (*cu*), unter welcher sich eine Plasmaanhäufung mit Kern (*k*) befindet, nebst plasmatischen Ausläufern (*f*). *Pterotrachea coronata.* Flemming. Heidenhains Eisenhämatoxylin. Vergr. 555.

Fig. 12—14. Fortsetzung der Sagittalschnitte durch die Macula. Zwischen den kleinen Sinneszellen (*sz*) mit Kernen (*k*) sieht man die spärlichen kleinen Stützzellen (*stz*) mit kompakten, stabförmigen Kernen (*k*). In den Fortsätzen der Pericentralzellen (*pzz*) sind elastische Fäden (*ef*) differenziert, die einerseits an der Cuticula (*cu*) am Rande der Centralzelle, basalwärts aber an die Hüllkapsel (*hk*) inserieren. *Pterotrachea coronata.* Flemming. Heidenhains Eisenhämatoxylin. Vergr. 555.

Fig. 15. Totalpräparat der Macula vom Innern der Statocyste aus gesehen. Im Centrum die Centralzelle (*zz*) mit Kern (*k*) und Nervenfortsatz (*nf*), sowie den Sinneshaaren (*C*). Um sie herum liegen die vier großen pericentralen Stützzellen (*pzz*), von welchen in der Zeichnung nur zwei angegeben sind; an jeder von ihnen sieht man eine polygonale cuticulare Platte (*cu*) und darunter die Plasmaanhäufung mit Kern (*k*); von dieser strahlen nach allen Seiten Plasmafäden (*f*) aus bis zwischen die kleinen Sinneszellen (*sz*). Hier und da finden sich auch kleine Stützzellen (*stz*), die hier nur an ihren Kernen erkennbar sind, und die eine Cuticula (*cu*) absondern, welche die Innenwand der Statocyste mit Ausnahme der Stellen, wo die Sinneshaare hindurchtreten, auskleidet. *Pterotrachea coronata.* Flemming. Hämalaun. Vergr. 555.

Fig. 16. Sagittalschnitt durch zwei kleine Sinneszellen (*sz*) in der Nähe der Centralzelle. In diesen Zellen sind die Basalkörnchen (*bk*) und die Wimperwurzeln (*ww*) zu sehen; zwischen ihnen ist auch eine kleine Stützzelle (*stz*) vorhanden, in der man den sehr kompakten stäbchenartigen Kern (*k*) unterscheidet; darüber eine starke Cuticula (*cu*). Im rechten Teile der Zeichnung sieht man plasmatische Fortsätze (*f*) einer Pericentralzelle, und in einem solchen Fortsatz ist eine starke Faser (*ef*) differenziert, die basalwärts in die Hüllkapsel (*hk*)

übergeht. *Pterotrachea coronata.* FLEMMING. HEIDENHAINS Eisenhämatoxylin. Vergr. 1500.

Fig 17. Ein Querschnitt durch die Macula. Die Centralzelle (*zz*) mit ihrem Kern (*k*) ist allseitig von einem dichten Fadenwerk plasmatischer Ausläufer (*f*) der Pericentralzellen umgeben, von welchen die Plasmaansammlung mit Kern (*k*) einer solchen Zelle (*pzz*) getroffen ist; zwischen ihren Fäden finden sich von Flüssigkeit erfüllte Lücken (*). In einigen der größeren Ausläufer sind elastische Fäden (*ef*) differenziert, die sich bis zwischen die kleinen Sinneszellen (*sz*) mit runden Kernen (*k*) erstrecken. Auch Kerne der spärlichen Stützzellen (*stz*) findet man zwischen den letzteren. *Pterotrachea mutica.* FLEMMING. Hämatoxylin-Säurefuchsin-Orange. Vergr. 555.

Fig. 18. Sagittalschnitt durch zwei kleine Sinneszellen; man sieht den scharf gefärbten Wimperwurzelkegel (*ww*), dessen Elemente in der Nähe der Basalkörnchen (*bk*) mit je einem dünnen Zwischenstück (*zw*) beginnen. An seiner Spitze biegt der Kegel gegen den Kern um. In dem Sinneswimperbüschel sind drei Abschnitte zu unterscheiden, ein unterster (*up*), wo die Sinneswimpern, schief aufsteigend, gegen die Mitte konvergieren; dann ein mittlerer, die cylindrische Platte (*zp*), wo alle Wimpern miteinander wie verklebt sind und schließlich ein oberster (*fr*), wo sie frei vorragen und beweglich sind, wenn auch in geringem Maße. *Pterotrachea coronata.* FLEMMING. HEIDENHAINS Eisenhämatoxylin. Vergr. 1500.

Fig. 19. Sagittalschnitt durch das Centrum der Macula. Die Vorwölbung an der Basis der Centralzelle (*zz*) ist gut ausgeprägt. Auch ihre Crusta (*cr*) mit Basalkörnchen (*bk*) und die Wimperwurzeln (*ww*) sind schön zu sehen An den Pericentralzellen (*pzz*) sieht man deutlich, daß der größte Teil ihres Plasmaleibes direkt unter der Cuticula (*cu*) liegt und hier auch den Kern (*k*) enthält. Der vacuoläre Bau dieser Zellen und ihre plasmatischen Stränge (*f*) sind gut zu erkennen. *Pterotrachea coronata.* Formol. 10 %. Hämalaun. Vergr. 555.

Fig. 20. Querschnitt durch zwei Wimperbüsche der kleinen Sinneszellen. Man erblickt die mittlere cylindrische Platte (*zp*), wo die Haare miteinander verklebt sind, mit einem axialen Hohlraum (*o*). Von der Platte strahlen peripheriewärts schief nach unten die untersten Teile (*up*) der Sinneswimpern aus, deren Enden mit Basalkörnchen (*bk*) in der Crusta (*cr*) zusammenhängen. Auch einige freie Enden (*fr*) sieht man. *Pterotrachea coronata.* FLEMMING. HEIDENHAINS Eisenhämatoxylin. Vergr. 1500.

Fig. 21. Sagittalschnitt durch die Centralzelle. Basalkörner (*bk*), von welchen dünne Zwischenstücke (*zw*) abgehen, die in die etwas bauchig angeschwollenen Wimperwurzeln (*ww*) übergehen. Der ganze Wimperwurzelbusch konvergiert zunächst etwas, um basalwärts wieder etwas auseinander zu gehen. Daneben ist das Plasmagerüst (*f*) der Pericentralzellen, die auch mit einer Cuticula (*cu*) ausgerüstet sind, zu sehen. *Pterotrachea coronata.* FLEMMING. HEIDENHAINS Eisenhämatoxylin. Vergr. 1500.

Fig. 22. Totalpräparat eines Teiles der Macula von außen, von der basalen Seite aus gesehen. Die Centralzelle (*zz*) mit ihrem Nervenfortsatz (*nf*) hebt sich scharf vom hellen Felde ab, das von den vier Pericentralzellen (*pzz*) und ihrem Plasmagerüst (*f*) gebildet wird; in basalperipheren Fäden dieser Zellen sind straffe Fasern (*ef*) differenziert, die sich bis zwischen die kleinen Sinneszellen (*sz*) erstrecken; spärliche kleine Stützzellen (*stz*), an deren kompakten Kernen

Digitized by Google

erkennbar, trifft man hier und da. *Pterotrachea coronata.* FLEMMING. HEIDENHAINS Eisenhämatoxylin. Vergr. 555.

Fig. 23. Sagittalschnitt durch die Centralzelle (nächster Schnitt nach Fig. 21). Man sieht hier den länglich ovalen Kern (*k*) der Zelle mit einem intensiv gefärbten Nucleolus; der Plasmaleib, besonders aber der Nervenfortsatz (*nf*) weisen einen deutlichen wabig-kämmerigen Bau auf; im letzteren sieht man zwischen den einzelnen Wabenlängsreihen fibrilläre Differenzierungen (*fbr*), die sich ins Zellinnere, unterhalb des Kernes, verfolgen lassen, nicht aber bis in die Nähe der Wimperwurzeln (vgl. Fig. 21). Die Zelle ist vom Plasmagerüst (*f*) der Pericentralzellen umgeben, auch sind in gewissen dieser Plasmafäden straffe Fasern (*ef*) differenziert, die auf dem Präparat längs- wie quergetroffen sind. *Pterotrachea coronata.* FLEMMING. HEIDENHAINS Eisenhämatoxylin. Vergr. 1500.

Fig. 24. Tangentialschnitt durch die kleinen Sinneszellen der Macula. Man sieht, daß diese Zellen (*sz*) sich gegenseitig nicht berühren und deshalb cylindrisch bleiben. Eine einzige sog. kleine Stützzelle (*stz*), die einen stark vacuolären Bau besitzt, umgreift allseitig mehrere Sinneszellen und hält sie so voneinander isoliert. Man sieht auch, daß die dem Lumen (*lm*) der Statocyste zugekehrte Epitheloberfläche mit einer Cuticula (*cu*) ausgekleidet ist. *Pterotrachea coronata.* FLEMMING. HEIDENHAINS Eisenhämatoxylin — VAN GIESON. Vergr. 1500.

Tafel XXII.

Fig. 25—35. Histologische Verhältnisse der Antimacula.

Fig. 25. Totalpräparat eines Stückes der Antimacula vom Lumen der Statocyste aus gesehen. Die sternförmigen Wimperborstenzellen (*wbz*) hängen untereinander durch Fortsätze zusammen. Zwischen diesen Zellen und ihren Fortsätzen liegen die platten Pflasterzellen (*plz*), die ein weniger dichtes Protoplasma und einen scharf umschriebenen Kern (*k*) besitzen. In den Wimperborstenzellen sieht man den Kern (*k*) und das von einem helleren Hof (*hh*) umgebene Polster (*pr*), von dem der Borstenbüschel (*wb*) entspringt. Von allen Seiten im Zellleibe ziehen zu dem Polster Fäden hin, besonders treten dabei die in die Ausläufer der Zellen ziehenden stärkeren Fäden (*vf*) hervor; auch Nervenfortsätze dieser Zellen (*nfb*) und die über die Zellen hinwegziehenden, zu den Sinneszellen der Macula sich begebenden Nervenfasermeridiane (*nm*) sind auf dem Präparate zu sehen. Zwischen den größeren Wimperborstenzellen sind zuweilen auch kleinere mit nur vier Ausläufern versehene anzutreffen (*). *Pterotrachea coronata.* HERMANNsche Flüssigkeit. HEIDENHAINS Eisenhämatoxylin Glyzerin. Vergr. 335.

Fig. 26. Eine Stelle des vorigen Präparates (bei †) stärker vergrößert. Eine Wimperborstenzelle (*wbz*) von acht Pflasterzellen (*plz*) umgeben. Der helle Hof (*hh*) um das Polster (*pr*) ist schön zu sehen. Man bemerkt auch, daß die von dem Polster ausstrahlenden feinen Fäden (*ff*), wie auch die Fäden in die Fortsätze (*vf*) den Hof durchsetzen. Die Pflasterzellen (*plz*) haben ein lockeres Plasma und chromatinreichen Kern (*k*). Der Kern der Wimperborstenzelle (*k*) ist kompakter. *Pterotrachea coronata.* Liq. HERMANNI. HEIDEHNAINS Eisenhämatoxylin. Glyzerin. Vergr. 1500.

Fig. 27. Flächenschnitt einer Wimperborstenzelle mit ihrem Nervenausläufer (*nfb*). Man erkennt hier eine feine radiäre Streifung im Plasma, von fibrillären Differenzierungen (*ff*) herrührend, die alle zum Polster (*pr*) konvergieren. Von diesem erheben sich die Wimperborsten (*wb*); von ihnen sind auf

Digitized by Google

dem Präparate nur wenige zurückgeblieben, die meisten dagegen abgefallen. Auch drei Pflasterzellen (*plz*) mit ihren Kernen (*k*) sind getroffen. *Pterotrachea coronata*. Formol 10 %. Hämalaun. Vergr. 1500.

Fig. 28. Sagittalschnitt durch eine Wimperborstenzelle. Man sieht, wie die Wimperborsten (*wb*) von einem Polster (*pr*) mit Basalkörnchen (*bk*) entspringen. Von dem Polster strahlen im Zellleib nach allen Seiten Fäden (*ff* und *vf*) aus, die peripheriewärts in die Fortsätze der Zelle übergehen; dort, wo sie durchschnitten sind, erscheinen ihre Querschnitte (*q*) als dunkler gefärbte Punkte. *Pterotrachea coronata*. Flemming. Heidenhains Eisenhämatoxylin. Vergr. 1500.

Fig. 29. Sagittalschnitt an der Grenze von Macula und Antimacula. Übergangsformen zwischen den kleinen Sinneszellen und den Wimperborstenzellen. Die Gestalt dieser Zellen wird allmählich platter, die Wimperwurzeln (*ww*) divergieren von dem Polster (*pr*) aus, dagegen sind die Wimpern noch relativ kurz und unbeweglich; *k* ist der Kern dieser Zellen. Zwischen die beiden Zellen ist eine Stützzelle (*stz*) mit kompaktem Kern (*k*) eingeschoben; diese bildet eine Cuticula (*cu*), die sich über den größeren Teil des Zellkörpers der linken Sinneszelle erstreckt. Die Hüllkapsel (*hk*) hat sich vom Epithel etwas abgehoben, wohl infolge der Fixierung. *Pterotrachea coronata*. Formol 10 %. Hämalaun. Vergr. 1500.

Fig. 30. Schiefer Flächenschnitt durch eine Wimperborstenzelle. Deutlich sieht man hier, wie die vom Polster (*pr*) ausstrahlenden Fäden (*ff* und *vf*) über den chromatinreichen Kern (*k*) hinwegziehen. Manche von ihnen zeigen knötchenartige Anschwellungen in ihrem Verlauf (*vf*); *wb* sind die Wimperborsten. *Pterotrachea coronata*. Flemming. Heidenhains Eisenhämatoxylin. Vergr. 1500.

Fig. 31. Flächenschnitt durch eine Wimperborstenzelle. Der helle Hof (*hh*) um das Polster (*pr*) ist sehr deutlich; man bemerkt, daß das Polster aus dichterem wabigen Plasma besteht als das des übrigen Zellleibes. Rechts sind auch Basalkörnchen (*bk*) getroffen. Intensiv haben sich die in die Zellfortsätze ziehenden Fasern (*vf*) gefärbt, die man bis in das Polster verfolgen kann, wo jede von ihnen in Zusammenhang mit einem schwarzgefärbten Körnchen, wahrscheinlich Basalkörnchen, steht. Oben ist der Kern (*k*) einer Pflasterzelle (*plz*) zu sehen. *Pterotrachea coronata*. Flemming. Heidenhains Eisenhämatoxylin. Vergr. 1500.

Fig. 32. Etwas schief getroffener Flächenschnitt durch eine Wimperborstenzelle. Vom Polster (*pr*) strahlen in großer Menge peripheriewärts feine Fasern (*ff*), sowie auch etwas gröbere in die Zellfortsätze (*vf*) aus. An einigen der letzteren sind Nodositäten zu bemerken; im oberen Fortsatz auch ein etwas geschlängelter Verlauf. Rechts vom Polster sind die Basalkörnchen (*bk*) getroffen. Oben ist der Kern (*k*) einer Pflasterzelle (*plz*). *Pterotrachea coronata*. Flemming. Heidenhains Eisenhämatoxylin. Vergr. 1500.

Fig. 33. Flächenschnitt durch eine Wimperborstenzelle. Außer dem Kern (*k*) ist in der Zelle das Polster (*pr*), umgeben von einem hellen Hof (*hh*), zu sehen. Vom Polster strahlen in die Fortsätze intracelluläre Fäden (*vf*) aus. Die feineren Fäden sind schwach gefärbt und daher schwer zu erkennen, verraten aber ihre Anwesenheit durch das streifige Aussehen des Zellleibes. *Pterotrachea coronata*. Flemming. Heidenhains Eisenhämatoxylin. Vergr. 555.

Fig. 34. Totalpräparat eines Stücks der Antimaculawand, von außen, also basalwärts, gesehen. Man erkennt deutlich, wie sich ein Nervenfaserzug in zwei kleinere (*nm*) spaltet. Im Verlauf der Nervenfasern finden sich Nodositäten (*nd*). Zwischen den Wimperborstenzellen (*wbz*) mit ihren großen Kernen (*k*)

Digitized by Google

sieht man die helleren Pflasterzellen (*plz*) mit kleineren Kernen (*k*). Deutlich tritt auch der Nervenfortsatz (*nfb*) der Wimperborstenzellen hervor, der sich vom Nervenfasermeridian (*nm*) abspaltet und ebenfalls Nodositäten (*nd*) besitzt. Vom Polster (*pr*) strahlen die intracellulären Fäden (*ff*) allseitig aus. Die Wimperbüschel (*wb*) sind nur undeutlich zu erkennen, weil sie nach unten in das Lumen der Statocyste hineinragen, also unter die Sehebene fallen. *Pterotrachea coronata.* Flemming. Heidenhains Eisenhämatoxylin. Vergr. 555.

Fig. 35. Totalpräparat eines Stückes der Antimaculawand von außen betrachtet. Eine Wimperborstenzelle (*wbz*) in der Nähe der Macula mit zahlreichen Fortsätzen, umgeben von mehreren Pflasterzellen (*plz*). In der Zelle selbst sieht man ein relativ kleines Polster (*pr*) mit einem hellen Hof (*hh*), daneben den Kern (*k*) mit zwei Nucleolen. Die intracellulären Fadenbildungen sind hier nicht deutlich. Über dem Nervenfortsatz (*nfb*) dieser Zelle, nicht in demselben, sieht man einen sich verästelnden Faden; es ist das centrale Ende eines der zahlreichen Faserzüge des Medianstranges (*zms*); er liegt also außen auf der Hüllkapsel und steht in keiner Beziehung zu der Wimperborstenzelle. Scharf gefärbt ist in dem Präparat eine dicke, über die Zelle hinwegziehende Nervenfaser (*nf*) einer Sinneszelle der Macula. Man trifft in ihrem Verlauf kleinere und größere Nodositäten (*nd*), die selbst aus einer Anzahl kleinerer Kügelchen bestehen. *M* gibt die Richtung der Macula an. *Pterotrachea coronata.* Flemming. Heidenhains Eisenhämatoxylin. Vergr. 1500.

Tafel XXIII.

Fig. 36—39. Histologische Verhältnisse der Antimacula (Fortsetzung).

Fig. 36. Totalpräparat eines Stückes der Antimaculawand von außen betrachtet. Drei größere und eine kleinere (bei *) Wimperborstenzellen (*wbz*), von Pflasterzellen (*plz*) umgeben. Man sieht auch einen Nervenfasermeridian (*nm*), von welchem sich die Nervenfasern der Wimperborstenzellen (*nfb*) abzweigen; auch sie sind mit Nodositäten (*nd*) besetzt. Der Kern (*k*) ist gegen das Polster, von welchem die zahlreichen, intensiv schwarz gefärbten, intracellulären Fäden (*ff*) ausstrahlen, gebogen. Außer diesen ziehen vom Polster auch etwas stärkere, zuweilen etwas varicöse (Zelle bei †) Fäden (*vf*) in die Fortsätze der Zellen; sie setzen sich, wie es scheint, aus der einen Zelle in die andre fort. Der Nervenfortsatz ist meist von diesen Fäden frei; das ist gut bei der mit † bezeichneten Zelle zu sehen; bei *fe* sieht man einen frei endigenden Fortsatz der Wimperborstenzellen. *Pterotrachea mutica.* Vorvergoldung nach Apáthy. Glyzerin. Vergr. 1500.

Fig. 37. Die mit † bezeichnete Zelle des vorigen Präparates basalwärts eingestellt. Man sieht, wie die Fibrillen (*vf*) zwischen der Zellbasis und dem Kern (*k*) über diesen hinwegziehen. Vergr. 555.

Fig. 38. Dieselbe Zelle. Tubus etwas gesenkt, also dem Lumen der Statocyste nähergerückt: die Fibrillen sind nicht mehr zu sehen, dagegen treten jetzt die Umrisse des Kernes (*k*) deutlicher hervor. Vergr. 555.

Fig. 39. Dieselbe Zelle. Tubus noch mehr gesenkt. Der Brennpunkt des Systems fällt in das Lumen der Statocyste, daher sehen die Zellumrisse verschwommen aus; scharf tritt jetzt dagegen der optische Durchschnitt des Wimperborstenbüschels (*wb*) hervor. Die drei letzten Abbildungen beweisen, daß die Fibrillen (*vf* und *ff*) wirklich selbständige intracelluläre Bildungen, nicht etwa flachangedrückte Wimperborsten sind. Vergr. 555.

Digitized by Google

Fig. 40—45. Accessorische Organe der Statocyste.

Fig. 40. Eine ganze Statocyste von der Seite betrachtet. Man sieht die vom Nerven (*n.st*) ausstrahlenden Nervenfasermeridiane (*nm*), wie auch die Wimperborstenzellen (*wbz*) mit ihren Nervenfortsätzen (*nfb*). Die hellen Felder dazwischen sind von Pflasterzellen (*plz*) eingenommen. Die cystoproximalen Enden der bindegewebigen Lateralstrangzellen (*lz*) setzen sich alle an einer Stelle der Hüllkapsel an. *Pterotrachea coronata.* Liq. PERENYI. HEIDENHAINS Eisenhämatoxylin. Glyzerin. Vergr. 150.

Fig. 41. Eine ganze Statocyste von der Seite betrachtet. Dasselbe Präparat wie in Taf. XX, Fig. 1, nur ist es außerhalb der Statocyste auf die zu ihr ziehenden Zellen der Lateralstränge (*vls* und *hls*) eingestellt. Der vordere Strang (*vls*) setzt sich cystodistal in die sternförmige bindegewebige Bildung (*stf*) fort, von der in der Zeichnung nur ein Teil zu sehen ist. Infolge dieser Einstellung ist das Bild der Statocyste selbst, wie des Statolithen (*S*), verschwommen; die unklaren dunkleren Stellen (*wb*) sind die durchschimmernden Wimperbüschel der Wimperborstenzellen. *Pterotrachea mutica.* Formol 10 %. Hämalaun. Vergr. 150.

Fig. 42. Die linke Statocyste und ihre Umgebung in der Nähe des linken Auges (*A*) von der Dorsalseite und etwas von vorn gesehen. Man sieht die Macula (*M*), den Medianstrang (*ms*) und den vorderen (*vls*), wie den hinteren Lateralstrang (*hls*). Neben dem Nervus staticus (*n.st*) zieht der feine Nervus basalis oculi (*nbo*) an der Statocyste vorbei, spaltet sich hierauf in drei Äste, die sich sämtlich zur Körpermuskulatur (*ml*) in der Nähe des Auges begeben. *Pterotrachea mutica.* Lebend im Fixiergestell untersucht. Vergr. 60.

Fig. 43. Kreuzungsstelle des Nervus staticus mit dem Nerv. bas. oculi (*nbo*). Man sieht, wie sich ein Bündel aus dem centralen Stück (*zst*) des Nerv. stat. in den peripheren Teil (*pst*) des Nerv. bas. oc. begibt, auch umgekehrt ein Bündel aus dem centralen Stück des Nerv. bas. oc. (*zst*) in das periphere Stück (*pst*) des Nerv. stat. *Pterotrachea coronata.* Isoliert und lebend von der Ventralseite aus betrachtet. Vergr. 335.

Fig. 44. Die rechte Statocyste und ihre accessorischen Organe in situ von der Ventralseite aus betrachtet. Man sieht die Macula (*M*) und die Wimperborstenbüschel (*wb*) in der Antimacula. Neben dem Nervus staticus (*n.st*) zieht der Nervus basalis oculi (*nbo*). Von medianwärts kommt der Medianstrang (*ms*) und geht in der Nähe der Statocyste in die Medianstrangzellen (*mz*) über, die weiter zur Hüllkapsel eine Menge feinster Ausläufer schicken. Lateral setzen sich der hintere (*hls*) wie der vordere (*vls*) Lateralstrang an, die selbst stark ausgezogene Zellen darstellen und etwa in der Mitte ihres Verlaufes eine spindelförmige Anschwellung (*lz*) mit Kern aufweisen. *Pterotrachea coronata.* Lebend im Fixiergestell untersucht. Vergr. 60.

Fig. 45. Peripheres Ende des hinteren Lateralstranges (*hls*). Man sieht wie es sich wiederholt teilt und wie die so gebildeten feinen Fortsätze sich zwischen die Fasern der Körpermuskulatur (*ml*) einschieben. *Pterotrachea coronata.* Isoliert und lebend betrachtet. Vergr. 335.

Tafel XXIV.

Schema 1. Schema des Faserverlaufs im Cerebralganglion von der Ventralseite betrachtet. *ccb* (violett), Cerebrobuccalcommissur; *ccp* (rot), Cerebro-

Digitized by Google

pedalcommissur; *d*, starkes Staticusbündel; *fs*, feines Staticusbündel; *hdn*, (grün) hinterer dorsaler Nerv; *hvn*, hinterer ventraler Nerv; *ld*, lateral-dorsale Zellengruppe; *ln*, feiner lateraler Nerv; *nbo*, Nervus basalis oculi; *ndp*, (violett) Nervus dorsalis proboscidis; *n.opt*, (gelb) Nervus opticus; *n.st*, (blau) Nervus staticus; *nt*, Nervus tentacularis; *nvo*, Nervus ventralis oculi; *vsn*, (grün) ventraler seitlicher Nerv.

Schema 2. Schema zur Erläuterung der Physiologie der Statocyste als eines Gleichgewichtsorgans. a^l (grün), Bahn des gleichseitigen Statocystentonus, in der linken Commissur verlaufend; a^r, id. in der rechten Commissur; c^l (rot), Bahn des Cerebraltonus in der linken Commissur; c^r, id. in der rechten Commissur; *ccp*, Cerebropedalcommissur; *G*, Cerebralganglion; i^l (blau), Bahn des gekreuzten Statocystentonus, in der linken Commissur verlaufend; i^r, id. in der rechten Commissur, *l*, linke Körperseite; *n.st*, Nervus staticus; *pg*, Pedalganglion; *r*, rechte Körperseite; st_l, linke Statocyste; st_r, rechte Statocyste.

Zur Kenntnis der Conjugation von Stentor coeruleus nebst einigen allgemeinen Bemerkungen über die Conjugation der Infusorien.

Von

Clara Hamburger
(Heidelberg).

(Aus dem zoologischen Institut Heidelberg.)

Mit Tafel XXV.

Conjugationszustände von *Stentor coeruleus* scheinen nur verhältnismäßig selten aufzutreten. Im hiesigen zoologischen Institut, wo Infusorienkulturen jedes Semester wiederholt zu Kurszwecken nach *Stentor* durchsucht und *Stentor*-Kulturen sowohl für diese als auch für spezielle Untersuchungszwecke mehrfach angelegt und sorgfältig verfolgt wurden, sind seit vielen Jahren *Stentor*-Conjugationen nie beobachtet worden. Im Mai 1906 fanden gleichzeitig Herr Prof. Schuberg und Herr Dr. Schröder Conjugationen von *Stentor coeruleus* und waren so freundlich, mich darauf aufmerksam zu machen. Merkwürdigerweise war die Jahreszeit etwa die gleiche, in welcher Balbiani (92) und Johnson (93), die einzigen, welche Conjugationen bisher in größerer Zahl beobachteten, ihr Material auffanden.

Während diese eben erwähnte Kultur schon alt war und sich in ihr nur noch wenige Tage Conjugationen finden ließen, traten im gleichen Jahre, in einer frisch angelegten, fast nur aus *Stentor* bestehenden Kultur vom 28. Juni bis 9. Juli zahlreicher conjugierte Paare auf.

Das Isolieren größerer Mengen von *Stentor* in flachen, mäßig großen Kulturschalen, die unter der Lupe kontrolliert werden können, um das Alter etwa neu eintretender Conjugationen genau zu bestimmen, blieb erfolglos. Die Stentoren hielten sich zwar verhältnismäßig gut, zeigten aber keine Neigung zu conjugieren. Von einer Conjugationsepidemie wie sie bei *Paramaecium* und andern Infusorien vorkommt,

kann man bei *Stentor*, wie es scheint, überhaupt nicht reden. Im günstigsten Falle mußte ich einen halben Tag suchen, bis zehn Paare beisammen waren. Im Mai und Juli 1906 fand ich zusammen etwa 40 Paare, Mitte Juli 1907 nochmals 15 Paare.

Die gefundenen Exemplare wurden isoliert und in Uhrschalen in der feuchten Kammer aufbewahrt. Diese Kulturmethode, welche sich bei *Paramaecium bursaria* sehr bewährt hatte, gab bei *Stentor* keine günstigen Resultate, da dieses Infusor sich nach meinen Erfahrungen in kleinen Wassermengen schlecht hält und auch nicht leicht geeignete Nahrung zu beschaffen ist.

Ich verwandte daher schließlich sog. Corischalen, d. h. flache Glasschalen von 4 cm Durchmesser. Das zur Kultur verwandte Wasser, welches kleine Algen enthielt, wurde durch feine Müllergaze filtriert, doch war es nicht zu vermeiden, daß auch winzige Infusorien mit übertragen wurden, welche sich oft in sehr störender Weise vermehrten, während die Stentoren zum Teil zugrunde gingen. Die Nahrungsaufnahme war bei diesen mit Algen gefütterten Stentoren eine lebhafte, wie die genauere Untersuchung ergab. Ja die ansehnliche Menge Nahrungskörper erschwerte die Untersuchung sogar in unliebsamer Weise. Nahrungsmangel also konnte nicht der Hauptgrund dafür sein, daß die Stentoren sich schlecht hielten. Verschiedenartige Belichtung, häufige Erneuerung des Kulturwassers und andre Modifikationen der Kulturbedingungen ergaben keine besseren Resultate. Ein relativ großer Teil der Exconjuganten ging in den ersten Tagen nach der Auflösung der Conjugation zugrunde, so daß am 5. Tage nach eingetretener Trennung der Paare mein Material verbraucht war.

Da der Beginn der Conjugation, wie erwähnt, nie beobachtet werden konnte, so ließ sich bei den aus der Stammkultur isolierten Paaren nur feststellen, wie lange sie zur Zeit des Abtötens schon isoliert waren.

Um nach Möglichkeit verschiedene Entwicklungsstadien zu erhalten, konservierte ich während mehrerer Tage zu allen Tages- und Nachtstunden, in Abständen von 2—3 Stunden; im ganzen 15—20 Paare während der Conjugation und etwa ebenso viele nach der Trennung. Ich untersuchte die ganzen, konservierten Tiere nach Färbung mit angesäuertem Alaunkarmin zunächst in Nelkenöl und hierauf, nach Überführung durch Xylol und Paraffin, an Serienschnitten, oder indem ich sie in Nelkenöl zerklopfte und die Kerne isolierte.

Der Erfolg aller dieser Bemühungen war relativ gering, da ein vollständiges Bild des Conjugationsverlaufes nicht gewonnen wurde. Ich

veröffentliche meine lückenhaften Resultate nur, um die so mühevoll erlangten Ergebnisse wenigstens andern nutzbar zu machen, die vielleicht mit mehr Glück an die gleiche Arbeit gehen.

Bei den Exconjuganten ließ sich das Alter relativ recht genau feststellen, hier fehlte es nur leider an den späteren Stadien; die ältesten von mir untersuchten waren, wie schon erwähnt, 5 Tage bis 5 Tage und 10 Stunden alt und zeigten einen noch keineswegs fertig ausgebildeten Kernapparat; nach Balbiani (92) soll dessen Rekonstruktion unter günstigen Bedingungen etwa 8—10 Tage dauern.

Die Art der Verwachsung der beiden Peristome wurde schon von Balbiani und Johnson richtig dargestellt, und von letzterem auch schon festgestellt, daß die beiden Conjuganten von etwas verschiedener Größe, sowie die conjugierenden Individuen im allgemeinen viel kleiner sind als normal ausgebildete Stentoren es zu sein pflegen. Auch Schuberg (92) beobachtete Zwergkulturen von *Stentor coeruleus*, doch sah er nie Conjugationen bei ihnen auftreten.

Die größeren von mir untersuchten Conjuganten waren nur etwa 200 μ lang, während als normale Größe für *Stentor coeruleus* von Bütschli (87) mehr als 1 mm angegeben wird. Auch von andern Infusorien ist bekannt, daß die in Conjugation tretenden Individuen sich von den vegetativen durch ihre geringe Größe unterscheiden. Besonders zahlreich sind die diesbezüglichen Angaben von Maupas, der unter andern für *Enchelys farcimen* angibt, daß die conjugierenden Exemplare nur halb so groß seien als die vegetativen; bei *Prorodon teres* sollen sie nur $^1/_3$ der normalen Größe haben.

Bezüglich der Größenverhältnisse zwischen den beiden Gameten kann ich die Beobachtungen Johnsons vollauf bestätigen; nur sehr selten waren die beiden Conjuganten gleich groß. So starke Größendifferenzen wie sie Johnson in seiner Taf. XXVI, Fig. 50 abbildet, sah ich allerdings nie. Diese Größendifferenz der Conjuganten scheint mir von Interesse, wenn wir sie mit den Verhältnissen der Vorticelliden in Beziehung bringen, bei denen sich Micro- und Macrogameten ausbilden und totale Copulation die Regel ist. Die totale Copulation der Vorticelliden wurde wohl sicher durch ihre festsitzende Lebensweise bedingt. Die Stentoren stellen in ihrer Lebensweise gewissermaßen eine Zwischenstufe zwischen den freischwimmenden Formen der holo- und heterotrichen Infusorien zu den festsitzenden Peritrichen dar, und auch die verschiedene Größe der Gameten leitet zu den Vorticelliden über, deren Microgamet seine individuelle Existenz bei der Conjugation einbüßt. Es wäre interessant, festzustellen, wie Zwergexemplare von

Digitized by Google

Stentor, z. B. das von JOHNSON beobachtete, sich bei der Conjugation verhalten, da es möglich wäre, daß sie mit dem Macrogamet verschmelzen.

In bezug auf die Art der Verwachsung möchte ich hier noch erwähnen, daß in einem von mir beobachteten Fall die Körper der beiden Individuen seitlich fast bis zur Hälfte verwachsen waren (s. Fig. 1), nicht nur die Peristome, wie es sonst die Regel ist. Die beiden Protoplasmakörper sind hier so innig miteinander verwachsen, und die Kerne sind, wie aus Fig. 1 ersichtlich ist, so nah aneinander gerückt, daß die Zugehörigkeit des einen Micronucleus (*x* Fig. 1) zum einen oder andern Tier nicht mehr feststellbar ist. Gewöhnlich bilden die Längsachsen der beiden Conjuganten einen rechten bis spitzen Winkel miteinander; einmal jedoch waren sie terminal miteinander verwachsen, so daß die Längsachsen in eine Linie fielen.

Die Verwachsungsstelle schließt bei *Stentor coeruleus* nie die Mundöffnungen ein, wie auf Fig. 3 ersichtlich ist und auch BALBIANI schon festgestellt hat; vielmehr ist die jeweils rechts vom Mund liegende Seite des Peristoms verwachsen. An der Verwachsungsstelle ist in diesem normalen Falle auch auf Schnitten kein eigentlicher Übergang der Plasmakörper zu beobachten, vielmehr findet sich hier eine Brücke von Pigmentkörnchen (s. Fig. 3 *p.c*), auf welche auch schon JOHNSON hinweist, und die zu zeigen scheint, daß meist eine sehr oberflächliche Verwachsung stattfindet.

Das in Fig. 1 dargestellte Stadium ist das früheste von mir beobachtete; es war abends 9 Uhr isoliert und morgens $^1/_2$ 5 fixiert worden, also mindestens $7^1/_2$ Stunden in Conjugation. Die Micronuclei sind schon etwas vom Macronucleus abgerückt, noch wenig vergrößert und stark färbbar; die Glieder des Macronucleus zeigen im wesentlichen normale Struktur, nur einige wenige Vacuolen treten auf; ihre Verbindungsfäden sind schon etwas in die Länge gezogen und beginnen zu verquellen.

Die Trennung der Macronucleusglieder ist in dem Stadium der Fig. 2 schon weiter fortgeschritten; sie sind von Vacuolen erfüllt; aber noch von länglich runder Gestalt, und die zum Teil zerrissenen Verbindungsstücke hängen ihnen wie ein Schwanz an. Die Micronuclei sind regellos im Plasma verteilt und gegen Fig. 1 bedeutend vergrößert. Zwischen ihrer Kernmembran und dem färbbaren Inhalt ist ein für dieses Stadium charakteristischer Hof bemerkbar, der auch im Leben zu sehen und daher nicht als Kunstprodukt aufzufassen ist; er ist vermutlich von Kernsaft erfüllt und läßt keinerlei Struktur erkennen. Auch an dem chromatischen Teil der Micronuclei ist eine

Digitized by Google

Struktur nicht nachzuweisen; die Färbbarkeit hat sich gegen früher sehr vermindert. Die Micronuclei haben 6—8 μ im Durchmesser, während sie im vegetativen Zustande 1—2 μ messen.

Wenn die Trennung der Macronucleusglieder voneinander beendet ist, nehmen sie eine eigentümliche Gestalt an, die in Fig. 4 u. 4*a* dargestellt ist. Die Verbindungsstücke sind jetzt in die Gliederstücke einbezogen und sitzen ihnen als schwächer färbbare Kappe auf. Die Grundstruktur der isolierten Glieder, welche im vegetativen Zustande durch relativ große und sehr zahlreiche eingelagerte Chromatinbrocken verdeckt wird (s. Fig. 13), tritt jetzt immer deutlicher als eine wabige hervor. Nachdem die Kernglieder sich vollständig abgerundet haben, tritt diese Struktur besonders auf Schnitten sehr schön hervor. Auf nicht zu stark gefärbten, 2 μ dicken Schnitten ist sowohl der äußere Alveolarsaum, als auch die Anordnung der inneren Waben in schematischer Deutlichkeit zu beobachten. Fig. 6 *a* stellt einen solchen Schnitt dar, doch gelang es mir leider nicht, das Bild ganz naturgetreu wiederzugeben. Aus der Messung des Durchmessers der Macronucleuskugel und der Zählung der Waben, ergab sich die Größe der Waben auf 0,5 μ.

Die meisten der vergrößerten Micronuclei dürften nun wohl zugrunde gehen und nur zwei von ihnen sich teilen.

Die bisherigen Beobachtungen über die Teilungen der Micronuclei während der Conjugation von *Stentor* beschränken sich auf eine Angabe von Johnson; er fand in jedem Gameten eines conjugierten Paares zwei Spindeln von verschiedener Gestalt. Die Länge dieser Spindeln betrug 16 μ. Ich fand gleichfalls ein Stadium mit zwei Spindeln in jedem Gameten, die jedoch nur 10 μ lang waren. Während ich dieses Stadium, das mit Alaunkarmin sehr schwach gefärbt war, nicht studieren konnte, habe ich das auf Fig. 5 abgebildete genauer untersucht.

Neben den in Rückbildung begriffenen Macro- und Micronuclei sind im rechten Gameten drei, im linken vier Micronucleusspindeln zu sehen. Ich bin jedoch überzeugt, daß auch das rechte Tier vier Spindeln enthielt und ich die vierte nur ihrer ungünstigen Lage wegen auf den Schnitten nicht nachweisen konnte. Auch Spindel 4 im linken Gameten ließ sich nur sehr schwer erkennen.

Die Spindeln sind 8—10 μ lang; die Chromosomen, welche nach Färbung mit Hämalaun sich sehr deutlich von den nur schwach gefärbten Spindelfasern abheben, sind körnchenförmig und sehr regelmäßig alternierend in der Äquatorialplatte geordnet (Fig. 5 *c*). Aus der in Fig. 5 *a* dargestellten Spindel glaube ich schließen zu können, daß die Chromosomen kranzförmig, d. h. nur an den peripheren Spindel-

Digitized by Google

fasern angeordnet, sind. Völlige Klarheit könnte nur ein Querschnitt geben.

Nicht alle vier Spindeln sind auf gleichem Stadium. Auf Fig. 5 *b* ist das Chromatin noch unregelmäßiger verteilt. Die Zahl der Chromosomen schätze ich auf 10—20; genaue Angaben läßt jedoch das geringe Material nicht zu, um so mehr als das Zählen natürlich äußerst schwierig ist. Die beiden Pole dieser Spindeln sind etwas verschieden, der eine spitzer, der andre stumpfer.

Mit den meinigen sehr übereinstimmende Angaben machte PRANDTL (06) für die beiden Reifungsteilungen von *Didinium nasutum*. Die Spindeln scheinen, wie ein Blick auf seine Figuren lehrt, denen von *Stentor* ganz auffallend zu ähneln; nur fand ich nie Nucleolen, wie sie PRANDTL beschreibt, hingegen bei zwei Spindeln ein stark färbbares Körnchen am spitzen Spindelpol (s. Fig. 5 *b*).

Daß diese beiden von mir beobachteten Spindelstadien, das erste mit zwei, das zweite mit vier Spindeln, den beiden Reifungsteilungen entsprechen, scheint mir wenig zweifelhaft; wenn wir von der Annahme ausgehen, daß nur zwei der Micronuclei die Reifungsteilungen eingehen, wie dies auch von andern Infusorien mit mehreren Nebenkernen bekannt ist. MAUPAS (89) hat bei einer ganzen Anzahl von Infusorien ähnliches beobachtet; ich erinnere hier nur an *Loxophyllum fasciola*, *Climacostomum virens* und *Onychodromus grandis*. PRANDTL (06) gab für *Didinium nasutum* an, daß bei Individuen mit zwei oder drei Nebenkernen diese sämtlich die Reifungsteilungen mitmachen; bei einer größeren Zahl von Micronuclei jedoch nur zwei. So daß meine Annahme für *Stentor* berechtigt erscheint.

Über die weiteren Vorgänge bis zur Trennung der Gameten kann ich nur wenig berichten. Eine Überwanderung und Verschmelzung der Geschlechtskerne habe ich nie beobachtet. Später konservierte Stadien, d. h. solche, die beim Fixieren seit mindestens 20—24 Stunden in Conjugation waren, sowie überhaupt die Mehrzahl der beobachteten Paare, zeigen abgerundete Macronucleusglieder und vergrößerte Micronuclei in sehr verschiedener Zahl, etwa der Fig. 4 rechter Gamet entsprechend; es läßt sich für dieses Stadium also nicht sicher aussagen, ob eine Kernüberwanderung schon stattgefunden hat oder nicht.

Kurz nach der Trennung der Gameten findet man in ihnen einen abweichend gebauten Körper, der wohl aus dem Copulationskern hervorgegangen ist (s. Fig. 7 *a*). Am ersten Tage nach der Trennung sind die alten Macronucleusglieder noch erhalten; sie gehen sogar oft erst am Ende des zweiten Tages zugrunde, indem sie zerfließen (s. Fig. 6 *b*).

Während dieser Zeit wächst der soeben erwähnte, wohl sicher aus dem Copulationskern hervorgegangene Körper heran. Bei Färbung mit Alaunkarmin zeigt er in diesem frühen Entwicklungsstadium keine deutliche Struktur. Auf Schnitten, die mit Hämalaun oder nach HEIDENHAIN gefärbt sind, werden dagegen eine wabige Grundsubstanz, sowie sehr zahlreiche, den Knotenpunkten eingelagerte chromatische Körnchen sichtbar (Fig. 7 *b*).

Im Verlaufe des zweiten Tages nach der Conjugation wächst dieser Körper stark heran (bis 30 μ größten Durchmesser), wird bohnenförmig und schnürt sich endlich in der Mitte durch, so daß also am Ende des zweiten Tages fast immer zwei neue Kernanlagen in den Exconjuganten zu finden sind, während von den Fragmenten des alten Macronucleus meist nichts mehr zu sehen ist.

Die eben geschilderten Vorgänge verlaufen jedoch nicht bei allen Individuen in gleichem Zeitabschnitt, so daß gelegentlich auch am dritten Tage noch mehrere Macronucleusglieder zu finden sind, ebenso zuweilen die neue Kernanlage noch ungeteilt ist. Fig. 8 stellt ein 3—$3^1/_2$ Tage nach der Trennung fixiertes Stadium dar, welches die eben geschilderten Verhältnisse zeigt, die von mir noch öfter beobachtet wurden. Der neue Kern der Fig. 8 hat einen Querdurchmesser von 16 und einen Längsdurchmesser von 35—40 μ.

Bei dieser langsameren Form der Entwicklung finden sich am 4. bis 5. Tag in jedem Tier nur zwei neue Kernanlagen, die jetzt 32—50 μ lang sind (Fig. 10, 10*a* u. 12), während der gleiche Zustand, wie erwähnt, auch schon am 2. Tage erreicht sein kann, und zwar ohne daß sich ein äußerer Grund dafür angeben ließe. Bei diesem schnelleren Verlauf finden sich am 4. Tage drei neue Kernanlagen oder, wie Fig. 11 zeigt, die eine davon abermals in Teilung.

Die feinere Struktur der neuen Kernanlagen hat sich während ihres Wachstums insofern geändert, als das Chromatin jetzt zu größeren Körnchen zusammentritt, die unregelmäßig der wabigen Grundsubstanz eingelagert sind.

Welches das weitere Schicksal dieser neuen Kernanlagen ist, läßt sich nicht ohne weiteres sagen. In jedem Falle sind es die Anlagen der neuen Macro- und Micronuclei; ob aber aus einer dieser Anlagen der Macronucleus durch wiederholte Einschnürung entsteht und die andern sich zu Micronuclei umbilden, oder ob mehrere Anlagen nachträglich zu einem Macronucleus verwachsen, müssen weitere Untersuchungen erweisen.

BALBIANI (92) gibt an, daß durch fortgesetzte Einschnürung der

ursprünglich ungegliederten Anlage der rosenkranzförmige Kern entstehe. Doch spricht er stets nur von einer Anlage und läßt die Micronuclei ganz unberücksichtigt.

Johnson beobachtete, wie es scheint, nur die allerersten Stadien der neuen Kernanlage, da er ihre Größe auf 8 bis 10 μ angibt. Er berichtet ferner, daß mehrere Anlagen entstehen und vermutet auf Grund der Angaben Balbianis, daß nur eine das endgültige Stadium der Entwicklung erreicht, während die übrigen vom Plasma resorbiert werden. Meine Erfahrungen scheinen dem zu widersprechen. Auch bemerkt Johnson ebensowenig wie Balbiani etwas über die Entwicklung der Micronuclei.

Vermutungen scheinen mir müßig!! Nur weitere Beobachtungen an späteren Stadien können Gewißheit schaffen.

Anschließend möchte ich auf eine von mir schon in meiner Arbeit über *Paramaecium bursaria* erörterte allgemeinere Frage hier nochmals zurückkommen, da sie in zwei neueren Arbeiten diskutiert wird, denen ich nicht in allen Punkten beistimmen kann. Es ist dies die Frage nach der Entstehung und Deutung der dritten Teilung des Micronucleus während der Conjugation, d. h. der Teilung des Kernes in einen stationären und einen Wanderkern.

Während die beiden ersten Teilungen von fast allen Forschern den Reduktionsteilungen des Eies der Metazoen und des primären Embryosackkernes der Phanerogamen homologisiert wurden[1] und sich auch bei den Protozoen mit totaler Copulation vor der Verschmelzung der Geschlechtskerne nachweisen lassen, wurde die dritte Teilung in sehr verschiedener Weise gedeutet. Ich habe die diesbezüglichen Ansichten der verschiedenen Autoren schon S. 226 ff. meiner Arbeit erwähnt und möchte sie hier nicht noch einmal wiederholen. Nur auf die Meinung Boveris (92) möchte ich nochmals zurückkommen, da sich ihr zwei neuere Autoren: Versluys (06) und Enriques (07) anschließen.

Boveri stellt die dritte Teilung des Micronucleus der ersten Furchungsteilung der Metazoen gleich: Er leitet die partielle Conjugation der Infusorien von der totalen Copulation ab und meint, daß bei den Infusorien, infolge der Komplikation ihrer Organisation und der partiel-

[1] Eine Ausnahme macht Giard, dessen Ansicht, daß die zweite und dritte Teilung Reifungsteilungen seien, ich widerlegt habe (siehe 04, S. 227). In einer soeben erschienenen Arbeit stellt Enriques (07) die Reduktion der Chromosomen während der zweiten Teilung bei *Opercularia* fest und bestätigt die Richtigkeit meiner, sowie die Unhaltbarkeit der Giardschen Ansicht.

Digitized by Google

len Verwachsung der Gameten die Überwanderung und Verschmelzung der Kerne verzögert wird, und daß daher die aus der Reduktionsteilung hervorgehenden Kerne sich noch einmal teilen, bevor die Überwanderung in das andre Tier möglich ist. Die Teilung, welche also eigentlich erst nach der Verschmelzung stattfinden dürfte, sei daher der ersten Furchungsteilung gleichzustellen.

Ich hatte (l. c. S. 226 ff.) etwa folgende Ansicht geäußert. Die partielle Conjugation der Ciliaten ist als ein aus der totalen Copulation hervorgegangenes Endglied in der Reihe der Befruchtungsvorgänge der Protozoen aufzufassen: als der für die Einzelligen günstigste Zustand, wie Bütschli schon 1887 hervorhebt, weil er »die Individualitäten beider Conjuganten erhält«. Die mehrzelligen Tiere und Pflanzen leiten sich jedenfalls nicht von den Infusorien, sondern von Protozoen mit totaler Copulation, wahrscheinlich von flagellatenartigen Organismen ab. Da in ihrer Ahnenreihe eine partielle Conjugation aller Wahrscheinlichkeit nach nie vorkommt, so kann sich auch bei ihnen ein Homologon dieser dritten Teilung nicht finden. Denn diese dritte Teilung entspricht dem speziellen Bedürfnis der partiellen Conjugation mit wechselseitiger Befruchtung. Dies zeigen meiner Ansicht nach auf das deutlichste die Verhältnisse der Vorticelliden, welche sekundär, durch ihre festsitzende Lebensweise gezwungen, zur totalen Conjugation zurückgekehrt sind. In ihrem Macrogameten finden aber trotzdem die gleichen drei Teilungen statt wie bei den Paramäcien usw.; da hier jedoch nur ein Copulationskern in Funktion tritt, geht der zweite aus der dritten Teilung entstandene Kern zugrunde. Dieses zeigt deutlich, daß die dritte Teilung des Micronucleus bei den Vorticelliden nur als eine Reminiscenz an die durch die partielle Conjugation der übrigen Infusorien bedingte Erscheinung aufzufassen ist.

Versluys stimmt in seiner schon oben erwähnten Abhandlung der von verschiedenen Autoren betonten Ableitung der partiellen Conjugation von der totalen Caryogamie bei und wendet sich mit seinen Ausführungen zunächst gegen Lang (01, S. 262), welcher sie als eine primitive Erscheinung auffaßt.

Im wesentlichen enthalten seine interessanten Ausführungen nähere Erläuterungen der schon 1892 von Boveri ausgesprochenen Ansichten. Als hypothetische Zwischenform wird eine Form mit totaler Verschmelzung zweier erwachsener Individuen und schnell darauffolgender Teilung angenommen. Diese totale Verschmelzung wurde durch die Komplikation des Infusorienkörpers erst verzögert und schließlich in eine partielle umgewandelt. Die Kerne blieben, wie auch schon Boveri ausführte,

davon unberührt und teilten sich, da sie schon eher als der Tierkörper zur Befruchtung bereit waren, vor ihrer Verschmelzung nochmals. »Sobald aber in jedem Individuum der reduzierte Vorkern sich geteilt hatte, war eine Kernvereinigung bei viel geringerer Verschmelzung der Zellkörper möglich; denn es brauchte nicht mehr ein Kern in der Verschmelzungszone der Copulanten gebildet zu werden, sondern es entstanden bei der Kernvereinigung jetzt zwei Kerne, die jeder in einem Copulanten ihren Platz finden konnten.« Hiermit war die partielle Conjugation ausgebildet. Den einzigen der partiellen Conjugation ähnlichen Befruchtungsvorgang unter den Protozoen beschrieb SCHAUDINN (03) für *Entamoeba coli.* Auch hier tritt zwischen der zweiten Reifungsteilung und der Kernverschmelzung eine dritte Teilung der reduzierten Kerne auf. VERSLUYS hebt selbst hervor, daß bei diesem einfach gebauten Protozoon eine Verzögerung der Zellverschmelzung zur Erklärung der dritten Teilung nicht herangezogen werden könne, möchte diesen Fall aber nicht als Einwand gegen die Richtigkeit seiner Anschauung auffassen, da hier nur eine Analogie vorliege. Mir jedoch scheint dieser interessante Fall von großer Bedeutung für die Beurteilung der dritten Teilung; denn sie entspricht hier, ebenso wie bei den Infusorien und bei den Phanerogamen, deren Verhältnisse ich schon in meiner früheren Arbeit (S. 230 ff.) mit denen der Infusorien in Parallele gesetzt hatte, dem speziellen Bedürfnis einer doppelten Befruchtung. Gerade daß hier in drei Organismengruppen, die phylogenetisch auf das weiteste voneinander getrennt sind, analoge Verhältnisse auftreten, welche analogen physiologischen Verhältnissen entsprechen, scheint mir eine Stütze meiner Anschauung.

Die von RUSSO und DI MAURO (05) für *Cryptochilum echini* festgestellte Art der Conjugation, bei der die dritte Teilung noch fehlt und nur ein Copulationskern gebildet wird, der sich alsbald wieder teilt, worauf seine Hälften in je einen Gameten zurückwandern, würde dem von VERSLUYS postulierten Zwischenstadium nicht entsprechen. Der Körper dieses Infusors ist relativ hoch differenziert, die Verschmelzung der Gameten schon auf eine sehr kleine Zone beschränkt, und doch hindert dies nicht, daß die Kernverschmelzung schon nach der zweiten Teilung und auf der kleinen Verbindungsbrücke stattfindet. Die partielle Verwachsung ist hier also das primäre; die Verhältnisse, welche die Verlegung der dritten Teilung vor die Kernverschmelzung bedingen sollen, sind gegeben, und doch findet diese dritte Teilung nicht statt.

Das einzige, was zur typischen Ausbildung der partiellen Conjugation fehlt, ist die Bildung zweier Copulationskerne und Hand in Hand damit die dritte Teilung. Gerade dieses Beispiel, welches für die Ab-

leitung der Conjugation von großem Interesse ist, möchte ich, entgegen der Ansicht von ENRIQUES (07), der darin eine Stütze der BOVERI-VERSLUYSschen Theorie erblicken möchte, gerade als Beweis dafür in Anspruch nehmen, daß die Komplikation des Infusorienkörpers und die damit verbundene partielle Verschmelzung der Individuen mit der dritten Teilung in keinem ursächlichen Zusammenhang steht.

Heidelberg, im Oktober 1907.

Literaturverzeichnis.

61. E. G. BALBIANI, Recherches sur les phénoménes sexuelles des Infusoires. Journ. de Physiol. Bd. IV. 1861.

82. — Les Protozoires. Leçons faites au College de France. Journ. de Micrographie. Bd. VI. 1882.

92. — Nouvelles recherches experimentales sur la mérotomie des Infusoires ciliés. Annales de Micrographie. T. IV. 1892.

92. TH. BOVERI, Befruchtung. Anat. Hefte. Ergebniss. V. 1892.

87—89. O. BÜTSCHLI, Protozoa. BRONNS Klassen und Ordnungen des Tierreichs. Bd. I, 3. Leipzig 1887—1889.

07. P. ENRIQUES, La coniugazione e il differenziamento sessuale negli Infusori. Arch. f. Protistenk. Bd. IX. 1907.

04. C. HAMBURGER, Die Conjugation von Paramaecium busaria Focke. Arch. f. Protistenk. Bd. IV. 1904.

93. H. P. JOHNSON, A Contribution to the morphology and biology of the Stentors. Journ. of Morph. Vol. VIII. 1893.

01. A. LANG, Lehrbuch der vergl. Anatomie. 2. Aufl. Protozoa. Jena 1901.

89. E. MAUPAS, Le rajeunissement kariogamique chez les Cilées. Arch. Zool. exp. et gen. VII. 1889.

06. H. PRANDTL, Die Conjugation von Didinium nasutum O. F. M. Arch. f. Protistenk. Bd. VII. 1906.

05. A. RUSSO u. S. DI MAURO, La coniugazione ed il ringiovanimento nel Cryptochilum echini (Maupas). Boll. Accad. Gioen. Catania Fasc. 84.

03. F. SCHAUDINN, Untersuchungen über die Fortpflanzung einiger Rhizopoden. Arb. a. d. Kais. Gesundheitsamt. Bd. XIX. 1903.

90. A. SCHUBERG, Zur Kenntnis des Stentor coeruleus. Zool. Jahrb. Abt. f. Anat. u. Ontog. Bd. IV. 1890.

06. J. VERSLUYS, Über die Conjugation der Infusorien Biol. Centralbl. Bd. XXVI. 1906.

Digitized by Google

Erklärung der Abbildungen.

Tafel XXV.

Bei Anfertigung der Zeichnungen wurden im wesentlichen nur die Kerne berücksichtigt und die Darstellung des Protoplasmas, der größeren Deutlichkeit wegen, unterlassen.

Fig. 1. Conjugiertes Paar von *Stentor coeruleus* in toto mindestens $7^1/_2$ Std. in Conjugation. Fix. Subl.-Essigs. Färb.: Alaunkarmin Essigs. Vergr. 330 × (Komp.-Ocul. 6, Obj. DD).

Fig. 2. Desgleichen etwas länger in Conjugation. Fix. Färb. u. Vergr. s. Fig. 1.

Fig. 3. Schnitt durch ein conjugiertes Paar von *Stentor coeruleus*, mindestens 15 Std. in Conjugation (*p.c*, Pigmentkörnchen). Fix. Subl.-Essigs. Färb.: Eisenhäm. u. HEIDENHAIN. Vergr. 220 ×. Komp.-Ocul. 4 (Obj. DD).

Fig. 4. Etwa ebenso alt wie voriges in toto. Fix., Färb. u. Vergr. s. Fig. 1.

Fig. 4*a*. In Nelkenöl isolierter Kern von Fig. 4. 500 × Vergr. (Komp. Ocul. 4 Apochr. 2 mm).

Fig. 5. Schnitt durch das Spindelstadium der zweiten Reifungsteilung. Kombination von drei Schnitten. Fix. Subl.-Essigs. Färb.: Hämalaun. Vergr. s. Fig. 1.

Fig. 5*a*, *b* u. *c*. Spindel 3 u. 1. linkes Tier und Spindel 2 rechtes Tier. Vergr. 1000 × (Komp.-Ocul. 8,2 mm).

Fig. 6*a*. Schnitt durch ein Macronucleusglied kurz nach Trennung der Färb. DELAFIELDs Hämatox. Schnittdicke 2 μ. Vergr. 1000.

Fig. 6*b*. Desgl. $1^1/_2$ Tag später, Beginn der Auflösung. Schnittdicke 10 μ. Vergr. wie vorige Figur.

Fig. 7*a* u. *b*. Zwei Stadien des Wachstums der neuen Kernanlage. *a*, in toto Alaunkarmin Essigs. *b*. Schnitt 10 μ. Färb. Hämalaun. Vergr. 500 ×.

Fig. 8—10. Vier Stadien der Entwicklung der neuen Kernanlagen; gleichzeitig zur Demonstration der Tatsache, daß das Zugrundegehen der alten Kerne und die Entwicklung der neuen nicht immer gleich schnell vor sich geht.

Fig. 8. Kombination von Schnitten durch einen Exconjuganten 3—$3^1/_2$ Tage nach Conjugation. Fix. Subl.-Essigs., Färb. Hämalaun. Vergr. wie Fig. 1. (Nur eine neue Kernanlage; das gleiche Stadium ist häufig schon am 1. Tage erreicht.)

Fig. 9. Exconjugant 1 Tag nach beendeter Conjugation. Beh. u. Vergr. wie vorige Figur. (Neue Kernanlage in Teilung. Schneller Modus der Entwicklung.)

Fig. 10. Exconjugant. 4 Tage nach beendeter Conjugation. Schnittdicke 3 μ. Färb. Eisenhäm. u. HEIDENH. Vergr. s. Fig. 1. (Zwei neue Kernanlagen, von alten Macronuclei und Micronuclei nichts mehr zu sehen.)

Fig. 10*a*. Linke Kernanlage aus Fig. 10. Vergr. 500 (Komp.-Ocul. 4 und 2 mm).

Fig. 11. Exconjugant. 3 Tage 17—19 Std. nach Conjugation. Färb. und Vergr. wie Fig 10. (Drei neue Kernanlagen, die dritte in der Mitte eingeschnürt; ein zugrunde gehender alter Macronucleus.)

Fig. 12. Kern eines Exconjuganten 4 Tage 3—8 Std. nach Conjugation in Nelkenöl isoliert. Färbung Alaunkarmin Essigs. Vergr. 500 (Komp.-Ocul. 4 und 2 mm). 50 μ lang. (Das Tier enthielt zwei derartige Körper.)

Fig. 13. Schnitt durch drei Glieder eines Macronucleus im vegetativen Zustande. Färb. Hämatox. Chroms. Kali.

Digitized by Google

Die Sinnesorgane der Skorpionskämme.

Von

Dr. Olaw Schröder.

(Aus dem Zoologischen Institut zu Heidelberg.)

Mit Tafel XXVI.

Material und Methoden.

Das Material zu der vorliegenden Untersuchung habe ich während eines Aufenthaltes an der zoologischen Station zu Rovigno gesammelt. Es kommen dort zwei Skorpionsarten häufig vor, nämlich *Euscorpius italicus* Hbst. und *Euscorpius carpathicus* L. Der histologische Bau der hier besprochenen Sinnesorgane war bei beiden Arten nicht verschieden.

Zur Fixierung wurden die abgeschnittenen Kämme der lebenden Tiere sofort in die bereitstehenden Flüssigkeiten geworfen. Ich verwandte verschiedene Gemische, wie GILSONsche Flüssigkeit, Sublimat-Alkohol-Essigsäure, konzentriertes Sublimat, FLEMMINGsche und HERMANsche Lösung, sowie 1%ige Osmiumsäure; alle Flüssigkeiten wurden sowohl kalt als auch erwärmt versucht. Von diesen Konservierungsmitteln ergaben die ersten drei die besten Resultate, während die übrigen teilweise schlecht eingedrungen zu sein schienen.

Zur histologischen Untersuchung wurden Schnittserien von 3—5 μ hergestellt. Die Befürchtung, daß das Chitin beim Schneiden Schwierigkeiten verursachen werde, erwies sich als grundlos; eine Vorbehandlung zum Erweichen des Chitins vor dem Einbetten in Paraffin war daher unnötig.

Zur Vorfärbung der ganzen Kämme diente Boraxkarmin, Parakarmin oder Salzsäurekarmin; in diesen Lösungen müssen die Objekte mindestens 48 Stunden liegen, damit der Farbstoff ganz eindringt; auch empfiehlt es sich, die Färbung im Wärmschrank vorzunehmen. Trotzdem läßt sich nicht vermeiden, daß die Farbenlösung oft ungleichmäßig

Digitized by Google

eindringt, oder beim Differenzieren mit Salzsäure-Alkohol ungleichmäßig extrahiert wird.

Die Schnittserien wurden entweder mit DELAFIELDS Hämatoxylin und nachfolgendem Eosin gefärbt, oder mit Eisenhämatoxylin nach VAN GIESON-WEIGERT, mit der MALLORYschen Methode (Säurefuchsin-Phosphormolybdänsäure-Anilinblau, Orange und Oxalsäure), endlich mit der von BLOCHMANN modifizierten VAN GIESONschen Methode (triphenylrosanilintrisulfosaures Natron, 0,05%ige Lösung, in gesättigter wässeriger Pikrinsäurelösung) nach 24—48stündigem Vorfärben mit Safranin.

Vor Anwendung aller angeführten Schnittfärbungen erwies sich eine mehrstündige Behandlung der Schnitte mit 1%iger Osmiumsäure mit oder ohne nachfolgender Anwendung von Holzessig als günstig zur Darstellung der Nervenfasern und -fibrillen.

Der histologische Bau der Sinnesorgane.

Die Kämme der Skorpione, welche als modifizierte Gliedmaßen des zweiten Abdominalsegmentes aufzufassen sind, liegen an der Bauchseite dicht hinter der Ausmündung der Geschlechtsorgane. Sie bestehen jeder aus einem schräg seitlich verlaufenden Stiele mit wenig Gliedern, an dessen nach hinten gerichteter Seite die Kammzähne entspringen.

Es lassen sich an den Kämmen im ganzen drei Arten von Sinnesorganen unterscheiden; erstens Sinneszapfen, welche in großer Anzahl zusammengedrängt an den Enden der Kammzähne ein Sinnesfeld bilden (Fig. 1*z*), zweitens Sinnesborsten (Fig. 1 *s.b*), welche zerstreut auf dem ganzen Kamm vorkommen und drittens einzellige Sinnesorgane, welche in größerer Anzahl als die Borsten auf der Oberfläche des Kammes durch ein feines Porenkanälchen münden (Fig. 1*es*).

Zunächst mögen hier die Sinneszapfen der Kammzähne besprochen werden. Betrachtet man einen Kamm bei mäßiger Vergrößerung, so erkennt man an den Enden der einzelnen Kammzähne je ein langgestreckt ovales, flaches Feld. Bei stärkerer Vergrößerung sieht man, daß dasselbe dicht von kleinen Zapfen besetzt ist, die ihrerseits auf Papillen stehen, wie es bei ähnlichen Organen der Arthropoden vielfach vorkommt. Es sind 12 μ lange und 3 μ dicke, am oberen Ende geschlossene Chitinröhrchen, deren Lumen mit dem der Papille in offener Verbindung steht. Die Papillen haben etwa 10 μ Dicke und 6—7 μ Höhe.

Einen Überblick über den Bau der Sinnesorgane gewährt am besten ein senkrecht zur Ebene des Sinnesfeldes geführter Längsschnitt durch

einen Kammzahn (Fig. 1). Man bemerkt, daß die Hypodermis unter dem Sinnesfeld aus langgestreckten Zellen besteht und daher bedeutend höher ist als an der übrigen Kammoberfläche. Wie die Zellen, sind auch ihre Kerne größer und gestreckter als sonst in der Hypodermis. Die Hauptmenge der Kerne liegt der Basalfläche der Hypodermis genähert, wie Fig. 2 zeigt, doch können einzelne immerhin bis dicht unter die Cuticula rücken. Unterhalb der Hypodermis und von dieser durch eine Basalmembran (*bm*) getrennt, findet sich eine schichtenartige Ansammlung runder, heller gefärbter Kerne (Fig. 1 *k.s.z*), die sich in seltenen Fällen teilweise noch zwischen die basalen Abschnitte der Hypodermiszellen einschieben, und unter ihnen liegt wiederum eine Schicht etwas dunklerer und kleinerer Kerne (*n.k*). Die hellen runden Kerne (*k.s.z*) lassen eine reihenweise Anordnung zu spindelförmigen Gruppen unschwer erkennen; von jeder dieser Gruppen zieht ein längsfaseriger Fortsatz durch die Hypodermis bis in den Sinneszapfen hinein. Somit sind die hellen Kerne (*k.s.z*) ohne Zweifel Sinneszellkerne, die Grenzen der einzelnen Sinneszellen sind dagegen nicht zu erkennen. Schwerer lassen sich die proximal liegenden dunkleren und etwas kleineren Kerne (*n.k*) deuten, worauf ich weiter unten zurückkommen werde. Die Innervierung der Sinneszellen erfolgt durch einen in den Kammzahn eintretenden Nervenast, der sich unterhalb der Schicht der Kerne (*n.k*) auffasert, so daß jede Sinneszellgruppe von einem Nervenzweig erreicht wird (Fig. 1 u. 2 *n*).

Wenn man somit unschwer einen allgemeinen Überblick über den Gesamtbau dieser Sinnesorgane erhalten kann, so wird die genauere Untersuchung jedoch dadurch sehr erschwert, daß fast nirgends Zellgrenzen scharf zu erkennen sind, eine Schwierigkeit, die auch schon von den Untersuchern ähnlicher Sinnesorgane bei andern Arthropoden hervorgehoben wurde. Man ist oft allein auf die Zahl und den Bau der Kerne angewiesen, um die Zahl und Art der Zellen zu unterscheiden. Aus diesem Grunde muß ich auf den Bau der verschiedenen Kerne etwas näher eingehen.

Die Kerne der Sinneszellen (*k.s.z*) sind schwach elliptisch bis annähernd kugelig. Sie besitzen ein feinnetziges Kerngerüst, in dessen Knotenpunkten die kleinen Chromatingranula verteilt sind; außerdem enthalten sie stets ein deutliches, meist annähernd centrales Binnenkörperchen. Wie schon gesagt, liegen die Sinneszellkerne in spindelförmigen Gruppen zusammen, die von einer feinen Membran umhüllt zu sein scheinen. In der gemeinsamen Plasmamasse, in welcher die Kerne liegen, lassen sich keine Zellgrenzen unterscheiden. Am distalen,

also der Hypodermis zugewandten Ende jedes Sinneszellkernes findet sich jedoch eine mehr oder weniger deutlich kegelförmige Plasmapartie, die sich von ihrer Umgebung durch dunklere Färbung, die wohl durch größere Dichtigkeit bedingt ist, scharf abhebt. Dieser Kegel läuft in einen feinen Fortsatz aus, der zusammen mit den Fortsätzen der übrigen Sinneszellen der gleichen Gruppe einen mäßig dicken Strang (*s.z.str*) bildet, der die Basalmembran (*bm*) der Hypodermis durchdringt. Dieses Verhalten macht es sehr wahrscheinlich, daß zu jeder der Sinneszellen auch ein gesonderter, wenn auch sehr dünner Plasmaleib gehört. In der basalen, vorzugsweise von Kernen eingenommenen Region der Hypodermis bleibt dieser Strang verhältnismäßig dünn, distalwärts erweitert er sich allmählich, um sich gegen die Papille (*p*) des Sinneszapfens (*z*) zu wieder zuzuspitzen, so daß also sein distaler Abschnitt spindelförmig erscheint. Ob diese spindelförmige Erweiterung ganz natürlich ist, oder ob sie vielleicht durch die Konservierungsflüssigkeiten herbeigeführt ist, möchte ich nicht bestimmt entscheiden. Man trifft nämlich oft Stellen, wo der spindelförmige Abschnitt sehr stark aufgequollen zu sein scheint (Fig. 4) und vollkommen hohl ist, was wohl sicher auf der Konservierung beruhen dürfte. Wenn dies auch richtig sein mag, so müssen immerhin in diesem Abschnitt besondere Verhältnisse vorliegen, welche ein solches Verhalten bedingen.

Beim Eintritt in die Papille spitzt sich der Strang (*s.z.str*) mehr und mehr zu und durchzieht als dünnes Fädchen den Sinneszapfen (*z*), dessen am Distalende etwas erweitertes Lumen durch eine dünne Chitinlamelle abgeschlossen wird. Die Papille wird zum größten Teil von den Distalenden der Hypodermiszellen ausgefüllt, die sich vielleicht auch in den Sinneszapfen als feiner Wandbelag fortsetzen.

Im ganzen Verlauf des Sinneszellstranges erkennt man feine längsgerichtete Fibrillen, die möglicherweise als Primitivfibrillen aufzufassen sind. Außer auf Längsschnitten kann man dieselben auch recht deutlich auf Querschnitten feststellen, wie auf Fig. 3 *a*—*d* zu sehen ist, wo der Sinneszellstrang (*s.z.str*) in vier verschiedenen Höhen getroffen dargestellt ist. Die Anzahl der Fibrillen scheint etwa 6—8 zu betragen, was auch mit der Zahl der Sinneszellen übereinstimmen würde.

Schwieriger sind die Bauverhältnisse proximal von den Sinneszellgruppen zu erkennen. Deutlich ist der Eintritt des ansehnlichen Nervenastes (Fig. 1 *n*) in den Kammzahn zu verfolgen, sowie seine Verzweigung unter der Ansammlung der kleineren und dunkleren Kerne (*n.k*). Dagegen wird der Zusammenhang der Nervenfasern mit den Sinneszellen durch das Fehlen sichtbarer Zellgrenzen sowie durch die

dichte Aneinanderlagerung der Kerne undeutlich gemacht. Es scheint mir indessen, daß zu den Sinneszellen jedes Endorgans eine Anzahl der kleineren Kerne (*n.k*) gehört, und daß diese jedesmal am Übergang des Nervenzweiges in eines der Endorgane liegen, also wohl als Kerne der Nervenfasern aufzufassen sind. Hierfür würde auch ihr Aussehen und ihre Färbung sprechen; zwar sind sie kleiner als die Kerne (*n.k*) der Nervenfasern in andern Abschnitten des Kammnervenastes, doch lassen sich an der Verzweigungsstelle des Nerven oft deutliche Übergänge von den langgestreckten Kernformen, wie sie z. B. Fig. 7 (*n.k*) zeigt, bis zu den kleineren Kernen der Fig. 2 finden.

An dieser Stelle will ich kurz auf den Bau des Kammnerven eingehen, von welchem Fig. 7 ein Stück eines Längsschnittes und Fig. 8 einen Querschnitt darstellt. Umgeben wird der Nerv von einer etwas dunkler sich färbenden Scheide (*n.s*), welche große, flache Kerne enthält (*k.n.s*). Die einzelnen, auf dem Querschnitt unregelmäßig rundlichen Nervenfasern besitzen auf dem Längsschnitt eine längsfaserig wabige, auf dem Querschnitt eine netzig wabige Struktur. In dem protoplasmatischen Wabengerüst des Querschnittes sieht man häufig einen axialen Strang dunkler feiner Fibrillen, die auch auf Längsschnitten (Fig. 6), wenn auch manchmal weniger deutlich (Fig. 7) zu erkennen sind.

Die sog. Neurilemmkerne (*n.k*) der Nervenfasern sind, wie oben bereits gesagt, sehr lang gestreckt und haben ein deutliches, ziemlich grobes Kerngerüst und peripher liegende Chromatingranula. Die periphere Lage der letzteren ist indessen nur durch die Gestalt der Kerne bedingt, denn in den mehr abgerundeten Kernen, welche dicht unter den Sinneszellen liegen, befinden sich auch im Innern des Kerngerüstes Chromatingranula (Fig. 2 *n.k*).

Ich habe die eben geschilderten Kerne als sog. Neurilemmkerne bezeichnet, da diese Auffassung der herrschenden entspricht. Betrachten wir jedoch den Querschnitt Fig. 8, so ergibt sich, daß sie entschieden nicht außerhalb der Nervenfasern in einem diese umhüllenden Zwischengewebe liegen, sondern innerhalb der Nervenfasern, in deren plasmatischer Substanz sie tief eingesenkt sind. Es scheint mir daher auch in diesem Falle ganz sicher, daß diese Kerne den Nervenfasern als solche angehören und nicht etwa einem diese umhüllenden Gewebe. Dieser Nachweis, welcher sich hier verhältnismäßig scharf erbringen läßt, scheint mir von nicht unerheblicher allgemeiner Bedeutung. Hieraus würde dann auch folgen, daß die Kerne *nk* unter den Sinneszellen der Endorgane zu den nervösen Teilen der Endorgane gehören.

Digitized by Google

Beim Eintritt des Nerven in den Kammzahn schien es mir, als ob die Nervenscheide (*n.s*) sich der Basalmembran der Hypodermis zuwandte und sich mit ihr vereinigte. Der Zwischenraum zwischen dem Nerven und der Hypodermis wird hier von großen Zellen eingenommen, die unter spitzem Winkel dem Nerven zustreben und sich teilweise auch an der Auffaserungsstelle zwischen die einzelnen Nervenfasern einschieben (Fig. 1 u. 2 *b.z*). Die Kerne dieser Zellen sind groß und eiförmig und haben meist einen, seltener zwei ansehnliche Binnenkörper, neben dem vereinzelte kleinere vorhanden sein können. Das Kernplasma färbt sich ziemlich dunkel und besitzt eine dichte Struktur. Diese Zellen sind ihrem Aussehen und ihrer Lage nach ohne Zweifel identisch mit den bei ähnlichen Sinnesorganen andrer Arthropoden auch fast regelmäßig beschriebenen sog. Begleitzellen, deren Bedeutung noch unbekannt ist.

Die eben beschriebenen Sinnesorgane der Skorpionskämme scheinen bisher nur von vom Rath (88, S. 419 Anm.) untersucht worden zu sein. Er hat indessen seine Resultate nicht veröffentlicht, sondern nur kurz auf die Ähnlichkeit der Organe des Sinnesfeldes der Skorpionkämme mit denen der Insekten, besonders der Palpen von *Coccinella* hingewiesen. Die Ähnlichkeit mit letzteren scheint allerdings weitgehend zu sein, indessen fällt der Umstand sofort auf, daß bei *Coccinella* die Anhäufung der Kerne (*n.k*), die ich als Nervenfaserkerne zu deuten suchte, fehlt. Auch im Text erwähnt vom Rath nichts davon, weder bei *Coccinella,* andern Coleopteren noch überhaupt bei andern Arthropoden. Dagegen erwähnt er z. B. im »Allgemeinen Teil« seiner Abhandlung über die Hautsinnesorgane der Insekten (88, S. 417), daß die Hülle jeder Gruppe von Sinneszellen abgeplattete Kerne enthielt und wohl als »kontinuierliche Fortsetzung des Neurilemms des Nerven« erschiene. Derartige abgeplattete Kerne sind auch in vielen Figuren sichtbar und als Neurilemmkerne bezeichnet, fehlen aber in der Abbildung der Palpe von *Coccinella.* Es kann nun sehr wohl der Fall sein, daß auf dem abgebildeten Schnitt derartige Neurilemmkerne nicht getroffen waren, doch halte ich es nicht für ausgeschlossen, daß bei *Coccinella* eine ähnliche Ansammlung von Nervenfaserkernen vorhanden ist, wie beim Skorpion. Hierdurch würde die Ähnlichkeit des histologischen Baues der beiden betreffenden Sinnesorgane eine fast vollständige sein.

Ein weiteres Eingehen auf Vergleiche mit ähnlichen Sinnesorganen will ich an dieser Stelle unterlassen, um so mehr als dies von vom Rath in seinen unten angeführten Abhandlungen ausführlich geschehen ist

Digitized by Google

und meine Untersuchungen nichts wesentlich Neues bringen. Ebenso verzichte ich auf eine Zusammenstellung der einschlägigen Arbeiten und verweise auf die Literaturverzeichnisse der vom Rathschen Abhandlungen.

Die zweite Art von Sinnesorganen der Kämme sind die Sinnesborsten (Fig. 1 u. 5 *sb*). Diese stehen, wie oben erwähnt, auf der ganzen Kammoberfläche. Ihre Befestigung auf derselben ist ähnlich wie die der Sinneszapfen. Auch die Borsten stehen auf einer in die Cuticula eingesenkten Papille; an der Ansatzstelle auf der letzteren ist das Chitin erheblich verdünnt (Fig. 5), was wohl eine gewisse Beweglichkeit der Borste ermöglicht. Während die Cuticula der Kämme drei different sich färbende, also noch etwas verschieden beschaffene Schichten hat, wovon die äußerste wiederum aus zwei Lagen besteht, beteiligen sich am Aufbau der Papille nur die mittlere und die innere Lage der äußeren Chitinschicht. Aus letzterer scheint auch die Borste selbst zu bestehen[1].

Zu jeder Borste gehört ebenfalls ein Endorgan, welches aus einer Gruppe von Sinneszellen besteht, die denen der Sinneszapfen vollkommen gleichen. Sie liegen unterhalb, seltener noch innerhalb der Hypodermis, deren Zellen hier länger gestreckt sind. Die distalen Fortsätze der Sinneszellen bilden auch hier wie bei den Kammorganen einen Strang, der in die Borste eindringt. Wie weit er sich in dieselbe hinein erstreckt, konnte ich leider nicht feststellen. Nervenfaserkerne (*n k.*) fand ich nur vereinzelt an der Zutrittsstelle des Nerven zu den Sinneszellen. Begleitzellen, wie sie u. a. von Nowikoff (05) an den Sinnesborsten des Endopodits von *Limnadia lenticularis* L. gefunden sind, fehlen hier.

Der eben geschilderte Bau der Sinnesborsten scheint bei Arthropoden weit verbreitet zu sein, wie aus den Arbeiten von Claus, vom Rath u. a. hervorgeht.

Die dritte Art von Sinnesorganen ist einzellig. Man findet auf Schnitten häufig Stellen, an denen die Cuticula von einem feinen Kanal durchbohrt ist (Fig. 6). Dieser erstreckt sich in gleichmäßiger Dicke von der innersten Chitinschicht bis durch die mittlere, dann rundet

[1] An dieser Stelle will ich kurz erwähnen, daß ich oft unterhalb der Hypodermis unregelmäßig geformte Gebilde fand, die nach Färbung und Aussehen sehr an das Chitin der mittleren Schicht erinnern. Es ist vielleicht nicht ausgeschlossen, daß es sich wirklich um Chitin handelt, da es nicht unmöglich erscheint, daß die Hypodermiszellen auch an ihrer Basis zur Chitinabsonderung befähigt sind. Immerhin handelt es sich wohl um einen nicht normalen Vorgang.

er sich innerhalb der inneren Lage der äußeren Chitinschicht kuppelförmig ab, und setzt sich als äußerst feines Röhrchen durch die äußere Lage bis zur Oberfläche fort. In diesen Kanal erstreckt sich der Fortsatz einer ansehnlichen Sinneszelle. Diese liegt meist innerhalb der Hypodermis, indem sie unterhalb des Kanales rechtwinkelig umbiegt und sich noch eine ziemliche Strecke in mehr oder weniger geschlängeltem Verlauf zwischen den Hypodermiszellen fortsetzt. Ihr ansehnlicher Kern, der den beschriebenen Bau der Sinneszellkerne hat, liegt in ihrer Basis an der Eintrittsstelle der Nervenfaser, deren Fibrillen an dieser Stelle auseinander weichen und den Kern mehr oder weniger zu umfassen scheinen. Das Plasma dieser Sinneszellen zeigt eine längsfaserige Struktur. Im Distalende des Terminalstranges der Sinneszelle findet sich ein dunkleres röhrchenartiges Gebilde, dessen Distalstück unter dem feinen Endröhrchen der Cuticula spindelförmig erweitert ist. Leider vermochte ich dieses eigentümliche Gebilde nicht proximalwärts weiter zu verfolgen.

Ähnliche Organe, die er als Sinneskuppeln bezeichnet hat, scheinen von GUENTHER (01) auf den Flügelrippen der Schmetterlinge gefunden zu sein. Auch hier handelt es sich um einzelne Sinneszellen, die mit ihrem strangartigen distalen Fortsatz einen Kanal der Cuticula durchsetzen, der indessen blind geschlossen endigt. Auch mit verschiedenen von HAUSER, KRÄPELIN und VOM RATH beschriebenen und von letzterem als Membrankanäle bezeichneten Endorganen haben diese Organe manche Übereinstimmung.

Die physiologische Bedeutung der drei Arten von Sinnesorganen an den Skorpionenkämmen läßt sich schwer feststellen. Während die Sinnesborsten wohl nur als Tastorgane angesprochen werden können, kann man in der Deutung der Kamm- sowie der einzelligen Organe zweifelhaft sein. Es kommen hier zwei Funktionen, Geruchssinn und Tastsinn in Frage. Die nach außen offenen einzelligen Sinnesorgane sind ihrem Bau nach zum Tasten wohl wenig geeignet, können aber sehr wohl dem Riechen dienen, was mir auch recht wahrscheinlich ist. Dagegen halte ich es für unwahrscheinlich, daß die geschlossenen Zapfen der Kammorgane zum Riechen dienen können. Ich möchte sie daher für Tastorgane halten, die vielleicht auch bei der Begattung als Wollustorgane eine Rolle spielen.

Zum Schlusse sei es mir erlaubt, Herrn Geheimrat BÜTSCHLI für den regen Anteil, den er an meiner Arbeit nahm, meinen herzlichsten Dank auszusprechen.

Heidelberg, im Oktober 1907.

Literatur.

CLAUS, Über das Verhalten des nervösen Endapparates an den Sinneshaaren der Crustaceen. Zool. Anz. Bd. XIV. 1891.

GUENTHER, Über Nervenendigungen auf dem Schmetterlingsflügel. Zool. Jahrb. Abt. Morph. u. Ontog. Bd. XIV. 1901.

HAUSER, Physiologische und histologische Untersuchungen über das Geruchsorgan der Insekten. Diese Zeitschr. Bd. XXXIV. 1880.

NOWIKOFF, Untersuchungen über den Bau der Limnadia lenticularis L. Diese Zeitschr. Bd. LXXVIII. 1905.

VOM RATH, Über die Hautsinnesorgane der Insekten. Diese Zeitschr. Bd. XLVI. 1888. — Zur Kenntnis der Hautsinnesorgane der Crustaceen. Zool. Anz. 1891. — Zur Kenntnis der Hautsinnesorgane und des sensiblen Nervensystems der Arthropoden. Diese Zeitschr. Bd. LXI. 1896.

Erklärung der Abbildungen.

Figurenbezeichnung:

bm, Basalmembran;
b.p, Borstenpapille;
b.z, Begleitzellen;
l.s, einzelliges Sinnesorgan;
h.z, Hypodermiszellen;
h.z.k, Hypodermiszellkerne;
k.n.s, Kerne der Nervenscheide;
k.b.z, Kerne der Begleitzellen;
n, Nerv;
n.f, Nervenfaser;
n.k, Nervenfaserkern;
s.b, Sinnesborste;
s.z, Sinneszelle;
s.z.str, Sinneszellstrang;
z, Zapfen;
z.p, Zapfenpapille.

Tafel XXVI.

Fig. 1. Senkrecht zum Sinnesfeld geführter Längsschnitt durch einen Kammzahn.

Fig. 2. Partie aus einem Schnitt wie Fig. 1. Stark vergrößert (1 : 1000).

Fig. 3. Querschnitte in verschiedener Höhe durch den Sinneszellstrang der Sinneszellgruppen. 1 : 1000.

Fig. 4. Wahrscheinlich durch die Konservierung hervorgerufene blasige Auftreibung des Distalendes eines Sinneszellstranges. 1 : 1000.

Fig. 5. Schnitt durch die Cuticula, auf welchem eine Sinnesborste mit ihrem Endorgan getroffen ist. 1 : 1000.

Fig. 6. Schnitt durch die Cuticula, auf welchem ein einzelliges Sinnesorgan getroffen ist. 1 : 1000.

Fig. 7. Längsschnitt durch einen Kammnervenast. 1 : 1000.

Fig. 8. Querschnitt durch einen Kammnervenast. Auf diesem wie auf dem vorigen Schnitt sieht man deutlich, daß die Kerne der Nervenfasern innerhalb der protoplasmatischen Substanz der letzteren liegen.

Über den Bau und die Fortpflanzung von Pleodorina illinoisensis Kofoid.

Von

Dr. Hugo Merton.

(Aus dem zoologischen Institut zu Heidelberg.)

Mit Tafel XXVII, XXVIII und zwei Figuren im Text.

Einleitung.

Unter den Protisten haben schon lange diejenigen Abteilungen das besondere Interesse der Botaniker und Zoologen erregt, welche ihrer Organisation nach eine Brücke zwischen den ein- und mehrzelligen Organismen herstellen. In der Klasse der Mastigophoren sind das diejenigen Formen, welche in kolonialen Verbänden auftreten, und unter ihnen wiederum jene, welche auch im vegetativen Zustand frei im Wasser umherschwimmen. Jede Zelle dieser Kolonien besitzt zwei gleichlange Geißeln und ein grünes Chromatophor, das ihnen holophytische Lebensweise ermöglicht. Diese koloniebildenden Mastigophoren gehören zu der Familie der Volvocaceen, die eine Anzahl wohlbekannter Gattungen umfaßt. Wir können unter diesen Gattungen im wesentlichen zwei Formentypen unterscheiden, nämlich die platten- und die kugelförmigen Kolonien, von welchen sich die letzteren leicht aus den ersteren ableiten lassen, wie ihre Entwicklungsgeschichte zeigt. Zu den plattenförmigen Kolonien, deren Zellen alle ungefähr in einer Ebene liegen, gehören die Gattungen *Gonium* und *Stephanosphaera* (*Platydorina* Kofoid 99 ist erst sekundär zu einer plattenförmigen Kolonie geworden und nach Kofoid von einer *Eudorina*-ähnlichen Form abzuleiten); die andre Gruppe, deren Kolonien eine kugelige oder ellipsoidische Form haben, umfaßt die Gattungen *Spondylomorum*, *Pandorina*, *Eudorina*, *Pleodorina* und *Volvox*. Die Zahl der Zellen, welche bei *Pandorina* in einer gemeinsamen Hülle liegen, beträgt durchschnittlich 16; sie sind so dicht zusammengelagert, daß sie sich seitlich abflachen, sind aber immerhin noch durch eine dünne Gallertschicht

Digitized by Google

voneinander getrennt; auch im Centrum der Kolonie, wo die Zellen fast zusammenstoßen, stehen sie nicht in organischem Zusammenhang. Die Kolonien von *Pandorina* sind wie die von *Eudorina* ellipsoidisch; *Eudorina* besitzt durchschnittlich 32 Zellen, die in annähernd regelmäßigen Abständen voneinander, ziemlich nahe unter der Oberfläche der Gallerte verteilt sind und einen sehr beträchtlichen Raum im Centrum der Kolonie freilassen.

Alle Volvocaceen können sich ungeschlechtlich und geschlechtlich fortpflanzen und zwar nehmen bei *Gonium*, *Stephanosphaera*, *Pandorina* und *Eudorina* alle Zellen der Kolonie gleichmäßig an der Vermehrung teil. Bei der ungeschlechtlichen Vermehrung entsteht so aus jeder Zelle durch wiederholte Längsteilungen eine Tochterkolonie; jede Mutterkolonie erzeugt also soviel Tochterkolonien, als sie Zellen enthält. Die einzelnen Tochterkolonien treten schließlich aus der Gallerthülle der Mutterkolonie hervor und wachsen zu selbständigen Kolonien aus. Die geschlechtliche Fortpflanzung, welche meist am Ende einer Vegetationsperiode auftritt, ist bei den einzelnen Gattungen sehr verschieden hoch kompliziert. Bei *Stephanosphaera* und wahrscheinlich auch bei *Gonium* werden von allen Zellen Isogameten gebildet, welche ausschwärmen. Hierauf verschmelzen je zwei der Isogameten miteinander zu einer Zygote, welche eine derbe Membran ausscheidet und in ein Latenzstadium übergeht. Diese Zygoten entwickeln sich nach einiger Zeit zu einer Kolonie, die sich später ungeschlechtlich vermehren wird. Ein solcher Generationswechsel kommt allen Volvocaceen zu; verschieden ist dagegen, wie schon bemerkt, der Verlauf der geschlechtlichen Fortpflanzung. Bei *Pandorina* sollen zwei verschieden große Arten von Gameten ausgebildet werden, die beide ausschwärmen und miteinander copulieren. Bei *Eudorina* sind die beiden Gametenformen so different geworden, daß wir sie als Eier (bzw. ovoide Gameten) und Spermatozoen (resp. spermoide Gameten) unterscheiden können, die hier sogar in verschiedenen, d. h. männlichen und weiblichen Kolonien gebildet werden Die Befruchtung geschieht so, daß die Spermatozoenbündel sich an die weiblichen Kolonien anheften, worauf die Spermatozoen in die Gallerte eindringen und die Zellen befruchten.

Der Sprung von *Eudorina* zu *Volvox* ist ein sehr großer. Bei letzterer Gattung ist eine weitgehende Differenzierung der Zellen jeder Kolonie eingetreten, in dem sich hier propagative und vegetative Zellen entwickelt haben. Die Zahl der vegetativen Zellen wird auf etwa 12000 (Klein) oder gar 22000 (Cohn) angegeben, während die Zahl der propagativen bei der ungeschlechtlichen Fortpflanzung neun nie

übersteigt, und auch bei der geschlechtlichen Fortpflanzung selten mehr als 40—50 Eizellen ausgebildet werden. Im Gegensatz hierzu können bis zu $^2/_3$ aller Zellen einer Kolonie Spermatozoen bilden (Spermatocyten von *Volvox aureus*.) Eine weitere Besonderheit von *Volvox* ist, daß alle Zellen dieser großen Kolonien miteinander in plasmatischer Verbindung stehen. In Anbetracht dieser Tatsachen sind die meisten Forscher nach Bütschlis Vorgang zu dem sehr berechtigten Schluß gelangt, daß *Volvox* nicht mehr als eine Kolonie vieler einzelliger Individuen, sondern richtiger als ein einheitlicher vielzelliger Organismus aufzufassen sei.

Wenn wir nunmehr die ganz kurz charakterisierten Gattungen der Volvocaceen überblicken, so sehen wir einmal, wie in dieser Formenreihe die allmähliche Ausbildung der geschlechtlichen Differenzierung vor sich gegangen ist (*Gonium* bis *Eudorina*), und ferner bei einem Vergleich von *Eudorina* und *Volvox*, wie durch weitgehende Arbeitsteilung eine Differenzierung unter den einzelnen Zellen einer Kolonie entstanden ist. Zwischen den beiden letztgenannten Gattungen müssen wir nun dem Genus *Pleodorina* seinen Platz anweisen. Die beiden Arten, welche es umfaßt, *Pl. illinoisensis* (Kofoid) und *californica* (Mottier) sind verschieden weit differenziert und scheinen geeignet uns die allmähliche Entstehung der Arbeitsteilung verständlich zu machen. *Pleodorina illinoisensis* besteht aus 32 Zellen, die in ähnlicher Weise angeordnet sind, wie die der *Eudorina*. Der wesentliche Unterschied von *Eudorina* besteht aber darin, daß bei *Pleodorina* die vier Zellen des vorderen Pols rein vegetativ geworden sind, demnach nur die 28 übrigen Zellen neue Kolonien bilden können. Diese Differenzierung ist bei *Pleodorina californica* noch weiter fortgeschritten. Die Kolonien dieser Art, die sich aus 128 Zellen zusammensetzen, bestehen zur Hälfte aus vegetativen Zellen, welche die vordere Hälfte der ellipsoidischen Kolonie bilden, während die hintere Hälfte von propagativen Zellen aufgebaut wird. Wir sehen also, daß bei diesen beiden Arten die Differenzierung in vegetative und propagative Zellen ausgebildet ist, daß sie aber ihrer ganzen Organisation nach mit *Eudorina* viel näher verwandt sind als mit *Volvox*.

Material und Methode.

Pleodorina californica wurde im Jahre 1893 zuerst von Shaw im Staate California entdeckt; im folgenden Jahre von Mottier in Indiana und von Clinton im Illinois River und den angrenzenden stehenden Gewässern von Juni bis September gefunden. Mottier stellte die

Digitized by Google

neue Gattung und Art *Pleodorina californica* auf, deren wesentliche Merkmale bereits oben angeführt worden sind.

Mitte Juni 1898 fand Kofoid zuerst im Illinois und den angrenzenden Seen einen koloniebildenden Flagellaten, den er *Pleodorina illinoisensis* nannte. Zu dieser Zeit stand das Wasser des Illinois sehr hoch und überschwemmte einen Teil der angrenzenden Gelände; auch stehende Gewässer in der Nähe des Illinois wurden überflutet, und damit konnte die Fauna derselben in das Flußwasser übertreten. So beschreibt Kofoid die lokalen Verhältnisse, unter welchen er *Pleodorina* auffand. Nur 10 Tage lang konnte er den Organismus in dem Wasser feststellen; dann war er vollkommen verschwunden.

Ob *Pleodorina* noch an andern Orten in Amerika gefunden worden ist, ist mir nicht bekannt. Für Europa vermochte ich sie meines Wissens zum erstenmal Anfang Juli 1903 nachzuweisen. Ich fand sie in einem schmutzigen, abflußlosen kleinen Teich bei Handschuchsheim nördlich von Heidelberg; doch trat sie dort nur eine ganz kurze Zeit auf (s. Lauterborn 1904, S. 65). Seitdem wurde sie in diesem Tümpel nicht mehr gefunden, dagegen hat mir Herr Prof. Lauterborn mitgeteilt, daß er *Pleodorina illinoisensis* in den letzten Jahren verschiedene Male in kleinen stehenden Gewässern der bayrischen Pfalz gefunden habe. Auch in diesem Jahre fand Prof. Lauterborn *Pleodorina* in einem stehenden Gewässer bei Rheingönheim südlich von Ludwigshafen und seiner freundlichen Mitteilung verdanke ich es, daß ich noch einige Beobachtungen am lebenden Material anstellen konnte. Dieses Vorkommen von *Pleodorina* in der Pfalz zeigt von neuem, daß die überwiegende Mehrzahl der Protisten Kosmopoliten sind, und daß sie sich nicht für tiergeographische Spekulationen verwenden lassen.

1903 habe ich es leider unterlassen die lebenden Kolonien genauer zu untersuchen, obwohl sie fast in einer Reinkultur vorlagen. Ich hatte damals nicht die Absicht, mich eingehender mit dieser Form zu beschäftigen, weshalb ich sie denn nur in ziemlicher Menge in Sublimatessigsäure konservierte. Wesentlich mit diesem Material habe ich diesen Sommer die nachfolgenden Untersuchungen ausgeführt.

Die Entwicklungsbedingungen für die *Pleodorina* waren an der diesjährigen Fundstelle bedeutend weniger günstig, da ein ganzes Heer von Rotatorien das Gewässer bewohnte und die Pleodorinen stark dezimierte. Außer den Rotatorien fanden sich in dem Wasser *Eudorina elegans* in großer Menge, zeitweise auch *Pandorina morum*, und in vereinzelten Exemplaren *Volvox aureus*. Ganz ähnliche Angaben hat Kofoid über die Fauna seiner Fundstelle von *Pleodorina* gemacht.

Digitized by Google

Die sonstigen Protozoen, welche sich in dem Teich noch fanden, traten nicht in solchen Mengen auf, daß es mir notwendig scheint, sie hier anzuführen. Dagegen möchte ich noch hervorheben, daß das Wasser ganz grün gefärbt war durch eine Unmenge von *Closterien*, die darin vegetierten.

In diesem Jahre trat die *Pleodorina* in der zweiten Hälfte Juni zunächst in ganz vereinzelten Exemplaren auf und vermehrte sich auf ungeschlechtlichem Wege; gegen Mitte Juli wurde sie etwas häufiger, und in den letzten Tagen des Juli fand ich zuerst die geschlechtlichen Generationen, die bisher noch unbekannt waren. Acht Tage später war in dem Teich nicht mehr eine einzige *Pleodorina* zu finden; die Befruchtung hatte stattgefunden, und die daraus resultierenden Zygoten waren zu Boden gesunken.

Mit den Kulturen, die ich mir anlegte, hatte ich wenig Glück. Nach wenigen Tagen waren die Pleodorinen meist abgestorben und schon am dritten Tage traten häufig Zeichen von Degeneration auf. Diese bedauerlichen Erfahrungen, sowie die Dürftigkeit des Materials machten es mir zum Teil unmöglich, alle geeigneten Stadien der Entwicklung und Fortpflanzung aufzufinden.

Zur Konservierung verwandte ich, wie schon gesagt, in erster Linie Sublimatessigsäure mit ziemlich gutem Erfolg; außerdem benutzte ich noch das FLEMMINGsche Gemisch und $^1/_4$%ige Osmiumsäure. Zur Kernfärbung eignete sich am besten DELAFIELDsches Hämatoxylin sowie Hämalaun. Zur Schnittfärbung leistete mir die MALLORYsche Dreifachfärbung sehr gute Dienste, die ja neuerdings bei Protozoenstudien mehrfach mit Erfolg angewandt worden ist. Außerdem färbte ich noch besonders mit Eisenhämatoxylin nach R. HEIDENHAIN, sowie nach WEIGERT mit Eisenchlorid-Hämatoxylin und darauf folgender Tinktion mit Pikrinsäure-Fuchsin.

Morphologie und Biologie.

Da *Pleodorina* zusammen mit *Eudorina* gefunden wurde, könnte man vermuten, daß sie nur als eine Varietät von *Eudorina* anzusehen sei. Daß eine solche Annahme sehr unwahrscheinlich ist, wird, wie ich hoffe aus meinen Ausführungen hervorgehen. Auch KOFOID hat diese Hypothese erwogen und führt eine ganze Anzahl Punkte für sie ins Feld. Der einzige, der zu ihren Gunsten zu sprechen scheint, und den ich nach eigner Beobachtung bestätigen kann, ist, daß höchst selten einmal auch die vier vegetativen Zellen sich zu teilen beginnen.

Die Größenverhältnisse der ausgewachsenen *Pleodorina illinoi-*

sensis sind nicht ganz konstant, vielmehr nimmt die Größe, wie mir scheint, mit der zunehmenden Zahl ungeschlechtlicher Generationen etwas ab. Als Zeichen dafür, ob eine Kolonie ausgewachsen war, diente, daß sich bei ihr, nachdem sie gemessen worden war, noch der Beginn der Teilung der Propagationszellen feststellen ließ. Die größten Kolonien, die ich messen konnte, waren 160 μ lang und 130 μ breit; das war gegen Ende Juni, also zu einer Zeit, da die Pleodorinen eben aufgetreten waren. Im Juli fand ich, daß bei ihnen die Teilung schon begann, wenn sie 130 μ Länge und 110 μ Breite erreicht hatten. Übrigens ist das Verhältnis von Länge zu Breite durchaus kein konstantes. Die Breite bleibt häufig nur um 10 μ hinter der Länge zurück. Ein Vergleich der entsprechenden Größenverhältnisse der *Eudorina* ergab, daß letztere in meinen Kulturen niemals die Größe der *Pleodorina* erreichten. Die größten Eudorinen, die ich gemessen habe, hatten nur eine Länge von 90 μ bei einer Breite von 72 μ[1].

Sobald die Teilung der Propagationszellen begonnen hat, nehmen die Kolonien von *Pleodorina* (ebenso übrigens auch die von *Pandorina* und *Eudorina*) bedeutend an Volumen zu; die Gallerte quillt auf, und der Abstand zwischen den Einzelindividuen wird zunächst etwas größer. Mit der zunehmenden Entwicklung der Tochterkolonien verringert sich der Abstand zwischen diesen wieder etwas, indem die fertigen Tochterkolonien, die schon von Gallerte umgeben sind, etwa den doppelten Durchmesser ihrer Mutterzellen erreichen. Eine *Pleodorina* mit ausgebildeten Tochterkolonien war durchschnittlich 200 μ lang und 180 μ breit, was mit Kofoids Angaben gut übereinstimmt. Die größten derartigen Kolonien waren 260 μ lang.

Aus dem geringen Unterschied zwischen Länge und Breite von *Pleodorina* geht hervor, daß die Gestalt der Kolonie eine nahezu kugelige ist. Das verschiedene Aussehen der einzelnen Kolonien rührt ausschließlich daher, daß der Abstand zwischen den einzelnen Zellen ein verschiedener ist. Fig. 1 stellt etwa den Durchschnittstypus dar. Wir sehen hier, daß die 32 Zellen einer Kolonie zu fünf Cyklen gruppiert sind. Zunächst liegt am vorderen Pol ein Kreis von vier kleinen Zellen, dann folgen drei Kreise von je acht großen Zellen, und den Beschluß macht wieder ein Kreis von nur vier großen Zellen. Wie schon Kofoid nachgewiesen hat, sind die vier kleinen vorderen Zellen

[1] Vielleicht daß die mir vorliegende *Eudorina*-Generation etwas unter der Normalgröße dieser Gattung stand, denn nach Bütschli soll sie eine Größe von 100—150 μ erreichen.

Digitized by Google

rein vegetativ. Sie haben die Fähigkeit verloren sich zu teilen (die oben erwähnten Teilungen sind äußerst selten), dienen also nur der Fortbewegung der Kolonie, und liegen daher stets an dem Pol, welcher bei der Fortbewegung voran geht. Der Abstand der vier vegetativen Zellen unter einander, wie auch von dem nächstfolgenden Kreis von acht Zellen ist größer, als die Abstände der übrigen Zellen untereinander. Diesen Unterschied kann ich vielleicht am besten so veranschaulichen, wenn ich sage, daß am vorderen Pol eigentlich für vier große Zellen genügend Platz vorhanden ist. Da nun das Vorder- und das Hinterende von *Pleodorina* nahezu gleichmäßig gewölbt sind, so folgt daraus, daß am vorderen Pol bedeutend mehr Gallerte die Zellen umgibt, als am hinteren Pol, weshalb auch das vordere Fünftel der Kolonie viel heller erscheint als der ganze übrige Teil.

Dieser Umstand verleiht der *Pleodorina* ihr charakteristisches Aussehen, und dadurch läßt sie sich auch sehr leicht von *Eudorina* unterscheiden. Da, wie gesagt, die verschiedenen Generationen etwas verschiedene Größe erreichen, so hat es meines Erachtens nur Wert, für gewisse Beziehungen die Verhältniszahlen anzugeben. Der Abstand des vordersten Kreises von dem folgenden ist nahezu doppelt so groß, wie der Abstand der folgenden Kreise voneinander. Dagegen ist der Abstand der einzelnen Zellen voneinander in den einzelnen Kreisen verschieden; am größten bei den Zellen des äquatorialen Kreises.

Die 28 Propagationszellen, wie ich sie nennen will, welche sich aber natürlich auch an der Fortbewegung der Kolonie beteiligen, sind annähernd gleich groß. Immerhin konnte ich feststellen, daß zwischen den Zellen des vordersten und hintersten Kranzes ein Unterschied von 2 μ im Durchmesser vorhanden sein kann. Eine ausgebildete Propagationszelle hat einen Durchmesser von 19—21 μ, eine vegetative Zelle, dagegen 11—12 μ. Kofoid gibt für die Propagationszellen 15—25 μ und für die vegetativen 9,5—16,8 μ an; die Maximalzahlen seiner Angaben gehen, wie ersichtlich, weit über die von mir gefundenen Werte hinaus.

Da aus den gemachten Angaben hervorgeht, daß die Größendifferenzen zwischen den erwachsenen Zellen nur geringe sind, so ergibt sich von selbst, daß die Hauptgrößenunterschiede der Kolonien auf der verschiednen Ausbildung oder Quellung der Gallerte beruhen, und daß deren Volumen entweder von der Zusammensetzung des umgebenden Mediums oder dem Ernährungszustand der einzelnen Zellen

Digitized by Google

abhängen muß. Die Gallerte ist für die koloniebildenden Flagellaten von der größten Bedeutung, wie schon daraus erhellt, daß durch sie allein die 32 Zellen zu einem Verband vereinigt werden, da ja protoplasmatische Verbindungen zwischen den einzelnen Zellen fehlen[1].

Die Bedeutung der Gallerte für Flagellaten und namentlich für die Algen ist zweifellos eine sehr große, und dementsprechend spielt sie im Leben der Organismen eine sehr vielseitige Rolle. In erster Linie dient sie als schützende Hülle und umgibt dann die Zellen häufig in dicker Schicht. Bei allen Protisten, die eine Schale, eine Hülle oder ein Skelet besitzen, kann sich nun die Teilung auf dreierlei Weise vollziehen; entweder die Hülle teilt sich zugleich mit der Zelle und jede der beiden Tochterzellen ergänzt die ihm fehlende Hälfte, oder die Zellteilung geht in der mütterlichen Hülle vor sich, und dann schlüpft die eine Zelle aus und bildet sich eine neue Hülle, die andre Zelle behält die mütterliche Hülle. Die dritte Möglichkeit wäre die, daß beide Teilprodukte die Hülle verlassen und jedes sich mit einer neuen Hülle umgibt. Wenn wir uns nun vorstellen, daß gewisse Änderungen der Bedingungen, wie etwa die Veränderung des Substrates, auf die Organismen in der Weise einwirken würde, daß wohl eine Teilung einträte, daß die Zellen aber in der gemeinsamen mütterlichen Hülle blieben, so könnte man sich vorstellen, daß auf ähnliche Weise aus vielen einzelligen Individuen ein mehrzelliges sich entwickeln könnte. Bei diesem Prozeß würden aber freilich außer diesen äußeren Ursachen auch innere mitspielen müssen, deren Natur uns vorerst noch vollkommen verborgen ist. Als Beispiel für die oben angeführte Möglichkeit der Entstehung eines vielzelligen Verbandes aus einem einzelligen Individuum möchte ich auf die Palmella-ähnlichen Stadien von *Chlamydomonas* hinweisen, die sich unter nicht immer zu erklärenden Bedingungen ausbilden können. Derartige Bildungen sind von Goraschankin für *Chlamydomonas Braunii* und von Dill für *Chlamydomonas gloeocystiformis* beschrieben worden. Freilich handelt es sich hier um eine Entwicklung in etwas andrer Richtung und die Ausbildung von Geißeln ist hier unterblieben. Mit diesen Bemerkungen wollte ich nur andeuten, welch tiefgreifende Bedeutung der Gallerte beigemessen werden kann, wenn man sich darüber Rechenschaft geben will, in welcher Weise

[1] Es sei hier bemerkt, daß bei aufgetrockneten Präparaten, die nach der Löfflerschen Geißelfärbung behandelt worden waren, häufig deutliche und regelmäßige Fäden von einer Zelle zur andern liefen. Das waren jedoch nur Reste der eingetrockneten Gallerte, die fadenartig zwischen den einzelnen Zellen ausgespannt war.

Digitized by Google

sich aus einem einzellebenden Mastigophoren eine »Kolonie« entwickelt haben kann.

Über die Form der Gallerte von *Pleodorina*, die an sich vollkommen durchsichtig ist und nahezu die gleiche Lichtbrechung wie Wasser besitzt, erhielt ich Aufschluß, indem ich dem Kulturwasser auf dem Objektträger etwas Tusche beimengte, oder indem ich lebende Pleodorinen in sehr verdünnte Methylenblaulösung brachte. Beide Methoden ergänzen sich schön; die erstere zeigt gewissermaßen das Negativ der Gallerte, die andre das Positiv; und zwar färbte sich besonders die äußere Hülle mit Methylenblau schön violett. Wie schon oben bemerkt, ist der Unterschied zwischen Längen- und Breitendurchmesser der Kolonien nur gering. und die Gestalt der ganzen Gallerte ist daher die einer etwas in die Länge gezogenen Kugel. Die lokalen Abweichungen von dieser Form beruhen darauf, daß die Oberfläche der Gallerte über jeder einzelnen Zelle etwas abgeflacht oder sogar etwas eingedellt ist. Am auffallendsten sind diese Dellen über den vier Zellen des hinteren Poles; zwischen ihnen wölbt sich die Gallerte bei manchen Kolonien stark hervor, so daß sie an diesen Stellen fast wie ganz flache Kuppen über die Oberfläche vorspringt (häufig bedeutend stärker als es auf Fig. 1 abgebildet ist). Kofoid spricht von pseudopodienartigen Fortsätzen am Hinterende, die er bei alten Kolonien beobachtete; so entwickelt waren die von mir beobachteten Protuberanzen nicht, daß sie zu einem solchem Vergleich hätten Anlaß geben können. Wie bei *Pandorina* und *Eudorina* kann man auch bei *Pleodorina* eine äußere festere Gallerthülle von einer centralen weichen gallertigen Masse unterscheiden. In der äußeren Hülle, die an allen Stellen einen ungefähr gleichmäßigen Durchmesser von 5—6 μ besitzt, unterscheidet Kofoid ein stärker lichtbrechendes Oberhäutchen von einer inneren homogenen Schicht; das erstere vermochte ich nicht zu unterscheiden. Die centrale Gallertmasse hat eine viel weichere Konsistenz; am fixierten Material läßt sich kaum etwas von ihr nachweisen. Erst nachdem die Tochterkolonien ausgebildet worden sind, ist sie viel besser sichtbar. Auf welchem Grund dies beruht, vermag ich nicht zu sagen.

Die 32 Zellen der Peripherie liegen dicht unter der äußeren Gallerthülle, sind aber noch ganz von der centralen Gallertmasse umgeben. Nur die vier vegetativen Zellen liegen etwas tiefer unter der Oberfläche als die übrigen Zellen. Senkrecht nach außen von der Berührungsstelle der Zelle und der Gallerthülle verlaufen je zwei ganz feine porenartige Kanälchen nahezu parallel zu einander in der Hülle. Durch diese Kanälchen treten die beiden zu jeder Zelle

Digitized by Google

gehörigen Geißeln. Diese beiden Kanälchen liegen so nebeneinander, daß man sie nur dann beide wahrnehmen kann, wenn man die *Pleodorina* in Polansicht betrachtet. Sie münden genau in der Mitte der erwähnten schwachen Einsenkungen nach außen.

Sonderbarerweise sind unsre Kenntnisse über den feineren Bau der Volvocineenzellen, soweit sie nicht an lebendem Material ausgeführt werden konnten (abgesehen von *Volvox*), noch recht dürftig. Ich hielt es daher für nötig, mich auch über den Bau von *Gonium*, *Pandorina*, *Eudorina* und *Volvox* soweit zu orientieren, um beurteilen zu können, ob diese Organismen alle in gleicher Weise gebaut sind. Im Prinzip ist das sicherlich der Fall; namentlich *Pandorina*, *Eudorina*, und *Pleodorina*, die ziemlich ähnlich gebaut sind, während *Gonium* und *Volvox* abweichenderen Bau zeigen. Immerhin läßt sich auch noch bei den drei erstgenannten Gattungen auch auf dem Schnitt an dem Bau der Zellen ohne weiteres erkennen, welche Gattung vorliegt.

Die propagativen Zellen von *Pleodorina* sind im Leben bedeutend dunkler grün als die vier vegetativen. Zunächst kann man an ihnen nur erkennen, daß sich im Centrum der Zellen eine hellere Partie findet, in deren Mitte ein kugeliger Körper liegt, um den in einiger Entfernung eine große Anzahl kleiner Körner liegen (Fig. 3 *rk*), die etwa an der Grenze der hellen centralen Partie mit der äußeren grüngefärbten sich finden. In letzterer beobachtet man gleichfalls stärker lichtbrechende Kugeln in verschiedener Zahl, die meist von einem feinen Saum umgeben sind. Diese drei verschiedenen Gebilde, die (abgesehen von Stigma und Geißeln) bei der Betrachtung der Zellen zunächst auffallen, will ich nun im Zusammenhang mit den im Leben z. T. nicht wahrzunehmenden Strukturen behandeln. Die im Centrum der Zelle liegende Kugel ist nicht, wie man vermuten möchte, der Kern sondern einzig und allein dessen Binnenkörper (*bk*). Im lebenden Zustand ist er nur in den propagativen Zellen gut wahrzunehmen (Fig. 1 u. 3, *bk*); in den vegetativen ist er nur selten sichtbar. Von den Grenzen des eigentlichen Kernes ist am lebenden Objekt nichts zu sehen. Am konservierten Material sieht man, daß der ansehnliche Binnenkörper ungefähr im Centrum des Kernes liegt. Er färbt sich mit Kernfarbstoffen sehr intensiv und enthält jedenfalls das ganze Chromatin des Kernes. In seinem Innern findet man bei ausgewachsenen Zellen stets eine kleine Vacuole, die fast immer etwas exzentrisch liegt (Taf. XXVIII, Fig. 7, 8, 9 u. 12). Bevor der Kern sich zur Teilung anschickt, wird die Vacuole immer größer; d. h. der Auflösungsprozeß des Binnen-

Digitized by Google

körpers, dessen Substanz zur Bildung der Chromosomen verwandt wird, geht von innen nach außen vor sich.

Der übrige Kernraum ist ziemlich hell, und das feine Netzwerk, welches ihn durchsetzt, färbt sich nur schwach. Es ist häufig so angeordnet, daß es aussieht, als ob zwei Wabenschichten den Kern umgäben (Fig. 12); dann liegen einige Körnchen in der Zwischenwand zwischen Binnenkörper und Kernmembran; dadurch erscheint die Zwischenwand etwas kräftiger und umgibt kranzartig den Binnenkörper. Die Kernmembran ist sehr fein; die Figuren geben sie größtenteils der Deutlichkeit wegen etwas zu grob wieder.

Bevor ich die Bauverhältnisse des Cytoplasmas bespreche, will ich zunächst auf die Körnchen eingehen, die, wie schon bemerkt, ungefähr an der Grenze des centralen hellen Plasmas und der peripheren grün gefärbten Zone der Zellen in beträchtlicher Anzahl liegen; sie sind identisch mit den von Bütschli beschriebenen »roten Körnchen«. An den lebenden Zellen sind sie als etwas stärker lichtbrechende Körnchen verschiedener Größe wahrzunehmen; ihre Verteilung ist eine ungleichmäßige, und bei genauem Zusehen läßt sich feststellen, daß sie an einer kleinen Stelle bis an die Oberfläche der Zelle herantreten. Das ist nämlich da der Fall, wo das centrale Plasma als ein schmaler Fortsatz bis zum äußeren Pol der Zelle zieht, wo die Geißeln entspringen und in dessen Nähe das Stigma liegt. Die roten Körnchen finden sich in den propagativen und vegetativen Zellen, in letzteren aber in geringerer Anzahl.

Nach den Angaben von Lauterborn (96) suchte ich die Körnchen mit Methylenblau und Neutralrot vital zu färben. Die Pleodorinen, die ich zu diesem Zweck in ein Uhrschälchen brachte, dem ich einen Tropfen einer Methylenblaulösung zusetzte, zeigten während 3 Tagen keine Veränderung, und nichts färbte sich in den Zellen. Erst als dieselben abstarben und etwas zu zerfallen begannen, trat eine schwache violette Färbung der Körnchen ein. Diese Beobachtung stimmt mit den Erfahrungen überein, die Schubotz bei *Amoeba proteus* gemacht hat, da er die sogenannten Eiweißkugeln, die sich wie die roten Körnchen verhalten, nur dann zu tingieren vermochte, nachdem er sie durch Zerquetschen der Amöbe isoliert hatte. Dagegen ließen sich die Körner auch bei *Pleodorina* leicht mit Neutralrot vital färben, so daß sich ein Kranz roter Körner schön von dem Grün der Zellen abhob. Da sich in der gleichen Kultur *Eudorina* und *Pandorina* vorfanden, so konnte ich gleichzeitig auch an ihnen die Wirkung des Neutralrots untersuchen, und zwar mit dem Ergebnis, daß sich bei *Pandorina* die Körnchen ebenso

leuchtend rot färbten wie bei *Pleodorina;* dagegen blieb bei *Eudorina* alles ungefärbt. Die Bestandteile des Kernes blieben bei allen drei Gattungen nach 48stündiger Einwirkung der Methylenblaulösung vollkommen farblos. Viel länger als die angegebene Zeit waren die Pleodorinen in den Uhrschälchen nicht am Leben zu erhalten. Schon nach 40 Stunden rückten die einzelnen roten Körnchen häufig näher zusammen, und bald darauf konnte ich sehen, daß sie sich zu kleinen Klumpen zusammenballten, ohne indes miteinander zu verschmelzen. Die Körner hatten dann schon einen mehr schwarzroten Ton. Die Pleodorinen bewegten sich aber noch lebhaft. Die Zahl der Körner habe ich nicht festgestellt, glaube aber, daß sie in den propagativen Zellen verschiedener Individuen ungefähr in gleicher Menge vorhanden sind. Bei der Teilung der Zellen treten keine Veränderungen an ihnen auf, und sie verteilen sich etwa gleichmäßig auf beide Tochterzellen. In jeder Zelle einer jungen Tochterkolonie, welche noch nicht ausgeschlüpft ist, findet man ungefähr zwei große und drei bis vier kleinere Körner. Die größten Körner haben höchstens einen Durchmesser von 1 μ, sind also durchschnittlich viel kleiner wie die sogenannten Eiweißkugeln der Sarcodinen. In jungen Kolonien, deren Einzelzellen einen Durchmesser von 8—9 μ hatten, sind etwa zwölf Körner verschiedener Größe in den Zellen vorhanden; es läßt sich also schon daran eine Vermehrung derselben feststellen.

An Pleodorinen, die in Sublimat-Essigsäure fixiert worden waren und nachher mit Delafieldschem Hämatoxylin behandelt wurden, färbten sich die Körnchen leuchtend rot, im Gegensatz zu den Kernen, die sich blauviolett färbten. Die Färbung der Körnchen gelingt aber durchaus nicht immer, wie schon Bütschli (96) festgestellt hat. Auf Schnitten gelang die Tinktion niemals. Wie ein Vergleich der Fig. 11 und 12 ergibt, von welchen 11 die Körnchen (*rk*) bei Vitalfärbung, 12 dagegen in konserviertem Zustand wiedergibt, muß man entweder annehmen, daß die Körnchen bei der Konservierung kolossal zusammengeschrumpft und zum Teil aufgelöst worden sind, oder daß sie in kleinere Teile zerfallen sind. Aus welchem Grund Sassi, der neuerdings eine Anzahl Flagellaten auf die roten Körnchen hin untersucht und mit den gleichen Methoden behandelt hat wie ich, bei *Pleodorina* nur sehr wenige rote Körner, und die nahe der Oberfläche feststellen konnte, vermag ich mir nicht zu erklären.

Wie aus meinen Beobachtungen hervorgeht, haben die im Cytoplasma vorhandenen roten Körnchen nichts mit den in den letzten Jahren häufig gefundenen, außerhalb des Kernes vorkommenden Chro-

Digitized by Google

matinelementen zu tun. Wenigstens ließen sich keine Veränderungen in dem Auftreten und der Verteilung der Körnchen feststellen, die in irgendwelchem Zusammenhang mit Vorgängen im Kern gestanden hätten. Auch die Angaben von Bütschli über diese Gebilde bei Amöben, Flagellaten, Diatomeen und Cyanophyceen (90, 96, 02) und von Lauterborn an Diatomeen sprechen für diese Annahme. Die Körnchen besitzen namentlich im Pflanzenreich eine große Verbreitung; sie finden sich, wie schon Büschli feststellte (1890), bei vielen Algen und sind bei Pilzen sehr häufig.

Arthur Meyer (04) hat neuerdings die Körner auf ihre chemische Beschaffenheit hin untersucht; er faßt sie unter der Bezeichnung Volutin zusammen, welches sich aus sauren oder gesättigten Verbindungen der Nukleinsäuren mit irgend einer Base zusammensetzen soll. Das Volutin hält Meyer für einen Reservestoff der Zellen.

Über den Zellleib und die Chromatophoren bei *Pleodorina* äußert sich Kofoid folgendermaßen: »The greater part of the cell contents consists of what seems to be one large chromatophore, which occupies all of the cell except the centrally placed nucleus with its enveloping protoplasm, and a slender column passing from this region to the anterior end of the cell.« (S. 279). Diese Angaben stimmen im allgemeinen mit dem, was ich beobachten konnte, überein; über die feineren Verhältnisse bin ich allerdings in der Lage einige nähere Angaben machen zu können. Was zunächst den Bau des Cytoplasmas angeht, so umgibt dasselbe, wie Kofoid ganz richtig sagt, allseitig den Kern in mäßig dicker Schicht. Auf einer Seite, die immer nach der Oberfläche der Kolonie gerichtet ist — darauf habe ich schon oben bei der Verteilung der »roten Körnchen« hingewiesen —, zieht sich das centrale Plasma zu einem schmalen Strang aus, der bis zur Oberfläche der Zelle emporsteigt (Fig. 7). Diese Stelle ist nun aber nicht die einzige, an welcher das Protoplasma bis an die Zelloberfläche tritt. Vielmehr existieren eine ganze Anzahl ähnlicher, nur meist viel feinerer Verbindungen, zwischen Centrum und Peripherie (Fig. 7), die aber häufig deshalb, weil sie nicht in gerader Richtung verlaufen, auch sich mehrfach verästeln, oft nur schwer wahrzunehmen sind. So bilden diese plasmatischen Züge vielfach ein ganzes Netzwerk (Fig. 8), um in der Peripherie einer feinen plasmatischen Hülle, dem Periplast, welcher die ganze Zelle oberflächlich begrenzt, zu endigen. Ob es sich bei letzterem um eine besonders differenzierte Zellmembran handelt, wie Kofoid angibt, will ich dahingestellt sein lassen. An den lebenden Zellen zeigt die oberflächlichste Schicht eine etwas stärkere Licht-

Digitized by Google

brechung. Diese Erscheinung erklärt sich aber wahrscheinlich durch die veränderten Lichtbrechungsverhältnisse an der Grenze von Plasma und Gallerte.

Diese feine Verteilung des Plasmas ließ sich nur an konserviertem Material feststellen; aus ihr kann man schon ohne weiteres schließen, daß die Bauverhältnisse des Chromatophors doch etwas kompliziertere sind, als man vermuten möchte und wie angegeben worden ist. Darüber konnte ich einiges schon am Lebenden beobachten.

Früher war man der Ansicht, daß die Chlamydomonaden und Volvocineen in ihrem ganzen Plasma die grüne Farbe enthalten, denn die Zellen schienen von allen Seiten gleichmäßig grün zu sein. Durch Bütschli (83) und Schmitz (82) wurde festgestellt, daß auch diese Familien ein vom Plasma wohlunterscheidbares Chromatophor besitzen, das nur dadurch, daß es fast der ganzen Oberfläche der Zelle dicht anliegt, schwer zu erkennen ist. Es läßt sich von einem scheibenförmigen Chromatophor herleiten, das infolge starken Wachstums sich in der Zelle umbiegen mußte, bis es schließlich becherartig einen großen Teil der Zelle erfüllte. So sind auch die Chromatophoren von *Eudorina* und *Pleodorina* zu verstehen (das Chromatophor von *Pandorina* scheint etwas abweichend gebaut zu sein), die entsprechend der kugeligen Gestalt der Zellen hohlkugelig gekrümmt sind.

Während nun das Chromatophor bei *Eudorina* aus einer ununterbrochenen Schicht besteht, findet man bei *Pleodorina* noch gewisse Abweichungen, wie es die obigen Angaben über das Cytoplasma schon vermuten lassen. Das Chromatophor stellt nämlich nicht eine kompakte Masse dar, sondern ist von zahlreichen Spalten und kleinen Löchern durchsetzt, durch welche das Cytoplasma hindurchtritt. Es war nicht leicht, diese Verhältnisse genauer festzustellen; am lebenden Material ließ sich wohl einiges davon sehen; erst am konservierten verschaffte ich mir jedoch Klarheit über den Bau des Chromatophors, nachdem ich $^1/_4$%ige Osmiumsäure zur Konservierung angewandt hatte. Nach Sublimatfixierung ließ sich von dem Chromatophor als solchem gar nichts erkennen; nur die Verteilung der Pyrenoide, welche ja stets innerhalb des Chromatophors liegen, konnte über die Verteilung desselben einigen Aufschluß geben.

An der lebenden Zelle von *Pleodorina* sieht man, daß das Chromatophor nicht homogen ist, sondern daß es eine lamellöse Struktur besitzt; je eine Anzahl radiär gerichteter Lamellen liegen näher zusammen und sind von den benachbarten durch schmale helle Räume, oft durch vacuolenartige Bildungen getrennt (Fig. 3). Präparate, welche nach

Digitized by Google

Mallory gefärbt sind, bestätigen, daß das Chromatophor aus feinen Lamellen besteht, die so orientiert sind, daß sie mit ihrer Schmalseite senkrecht zur Oberfläche stehen; sie sind voneinander entweder durch feine Spalten getrennt, oder zwei bis vier stehen miteinander im Zusammenhang; dann liegt in einer solchen Gruppe meist ein Pyrenoid. Der Bau der Chromatophoren wird noch klarer, wenn man sie auf einem tangentialen Flächenschnitt betrachtet (Fig. 10). Man sieht dann, daß die Lamellen gar nicht so regelmäßige Formen haben, wie man nach dem Längsschnitt vermuten möchte, daß sie sogar häufig miteinander anastomosieren und, was schon auf den Längsschnitten zu sehen war, daß die Pyrenoide immer an solchen Stellen liegen, wo mehrere Lamellen miteinander verschmolzen sind. Die zahlreichen Anastomosen zwischen den einzelnen Balken des Chromatophors werden nach der Zelloberfläche zu immer häufiger. Das Chromatophor ist demnach wohl aufzufassen als eine zusammenhängende Kugelschale, die von zahlreichen radiären Spalten durchsetzt ist, so jedoch, daß das dadurch gebildete lamellenartige Balkenwerk des Chromatophors untereinander anastomosierend zusammenhängt und gar oft einen Knotenpunkt bildet, in dem je ein Pyroneid liegt.

Diese Eigentümlichkeiten des Chromatophors der propagativen Zellen von *Pleodorina* scheinen übrigens nicht vereinzelt dazustehen. Auch der von Goroshankin beschriebene *Chlamydomonas reticulatum* besitzt ein Chromatophor mit tiefen Spalten; ebenso enthält der von Schmidle beschriebene *Chlamydomonas Kleinii* ein Chromatophor mit längsdurchbrochenen Wänden. Hervorzuheben ist noch, daß ich den geschilderten Bau des Chromatophors nur bei den propagativen Zellen von *Pleodorina* feststellen konnte, bei den vegetativen scheint das Chromatophor nicht von Spalten durchbrochen zu sein, hat aber sonst dieselbe Form und ist nur etwas dünner.

Fast alle Flagellaten mit Chromatophoren zeigen in denselben auch ein oder mehrere Pyrenoide. Unter den Volvocaceen enthält jedes Chromatophor bei *Gonium* und *Volvox* regelmäßig ein Pyrenoid, bei *Stephanosphaera* regelmäßig zwei, während *Pandorina*, *Eudorina* und *Pleodorina* deren meist eine große Zahl beherbergen. In den lebenden erwachsenen propagativen Zellen von *Pleodorina* finden sich in dem Chromatophor 7—12 Pyrenoide (Fig. 1 u. 3). Ihre Zahl scheint sich kurz vor der Teilung stark zu vermehren, denn ich sah viele Kolonien, deren Zellen noch bedeutend mehr Pyrenoide enthielten (Fig. 7), welche dann meist verschieden groß waren. Ob die Pyrenoide solcher Stadien alle durch Teilung entstanden sind, oder ob sie sich selb-

Digitized by Google

ständig bilden, kann ich nicht bestimmt angeben. Ich vermute eher, daß letzteres der Fall ist, schon deshalb, weil sie so verschieden groß sind. Dagegen habe ich sicher beobachtet, daß die Pyrenoide sich in den heranwachsenden Zellen junger Kolonien durch Teilung vermehren. Die Zellen eben ausgeschlüpfter Tochterkolonien enthalten fast ausnahmslos nur ein Pyrenoid; zuweilen findet sich daneben noch ein kleineres. Mit zunehmendem Wachstum der Zellen treten dann Teilungen der Pyrenoide ein (Fig. 13*c*), die in der Weise geschehen, daß das sonst etwa kugelige Pyrenoid sich etwas in die Länge streckt und dann durchschnürt.

Jedes Pyrenoid wird, wie das ja allgemeine Regel ist, von einem Amylumherd umgeben, der als ein auf allen Seiten gleichmäßig breiter, heller Ring erscheint. Dieser Ring ist immer ganz kompakt auch bei kleinen Pyrenoiden, und eine Zusammensetzung aus einzelnen Körnchen nie zu erkennen. Die Blaufärbung dieser Stärkehülle durch Jodlösung läßt sich an grünen Pleodorinen nur schwer erkennen, weil die grüne Farbe des Chromatophors zu sehr prävaliert. Führt man dagegen die Reaktion aus, nachdem man das Chlorophyll mit Alkohol ausgezogen hat, so tritt die Färbung deutlich hervor. Noch besser, wie mit Jodtinktur allein, gelingt sie mit der A. Meyerschen Jodjod-Kaliumlösung (100 ccm Wasser 0,5 g J.-K., und 1 g J.). Besonders deutlich ist die Stärkehülle auch an fixierten Zellen, die man in Wasser untersucht, zu erkennen; sie erscheint hier wegen des Aufquellens der Stärke viel breiter (Fig. 13*a*—*c*). Schließlich sei noch bemerkt, daß sich die Pyrenoide, wie das schon vielfach angegeben worden ist, am besten mit Säurefuchsin und Erythrosin färben ließen; sie besitzen zu diesen Farbstoffen eine große Affinität.

Abgesehen von den Amylumherden um die Pyrenoide konnte ich bei *Pleodorina* keine Stärke im Chromatophor auffinden. Dagegen ließen sich bei *Volvox globator* außer der Pyrenoidstärke noch eine erhebliche Zahl Stärkekörnchen nachweisen, die als Stromastärke zu bezeichnen wären. Diese Stromastärke fehlt in den vegetativen Zellen der vorderen Halbkugel, oder ist in denselben nur ganz spärlich vorhanden, dagegen liegen mehrere solche Stärkekörner in den Zellen der hinteren Halbkugel von *Volvox*[1].

[1] Die vegetativen Zellen von *Volvox* haben je ein Pyrenoid. Nur hier und da fand ich bei ungeschlechtlichen Kolonien, deren Tochterkolonien schon in Entwicklung begriffen waren, größere vegetative Zellen mit zwei Pyrenoiden; ich vermute, daß es sich hier um den Beginn der vielfach bestrittenen nachträg-

Ein interessantes Organoid vieler Flagellaten, namentlich solcher, welche Chromatophoren enthalten, bildet das Stigma, über dessen physiologische Bedeutung noch wenig bekannt ist. Die morphologischen Ergebnisse, welche ich bei den Volvocaceen machen konnte, können vorerst auch noch keine näheren Anhaltspunkte geben für seine Bedeutung. Schon viele Autoren (KLEIN, RYDER, OVERTON, KOFOID, MAAS u. a.) haben auf die interessante Tatsache hingewiesen, daß bei *Volvox* nicht alle Zellen einer Kolonie gleichgroße Stigmen enthalten, sondern daß die des vorderen Pols ein sehr viel größeres Stigma besitzen, als die Zellen der hinteren Hälfte der Kolonien. Die gleichen Verhältnisse finden sich bei *Pandorina*, *Eudorina*, *Platydorina* und *Pleodorina*.

Wie schon KOFOID festgestellt hat, enthalten die vier vegetativen Zellen von *Pleodorina* die bei weitem größten Stigmen. Die Stigmen der vordersten propagativen Zellen sind etwa um ein Drittel kleiner, und die der darauffolgenden Zellkränze sind um so kleiner, je näher sie dem hinteren Pol liegen; die Stigmen der vier hintersten propagativen Zellen sind so klein und durchsichtig, daß sie nur schwer aufzufinden sind. Die großen Stigmen haben eine kräftig rotbraune Farbe, wie sie bei den Stigmen allgemein verbreitet ist. Je kleiner sie werden, um so heller gefärbt sind sie, so daß schließlich aus der rotbraunen Farbe eine ganz hellgelbe wird. (Auf Fig. 1 sind diese Farbenunterschiede nicht angegeben.) BÜTSCHLI und KLEBS haben darauf hingewiesen, daß zwischen den Stigmen und den Chromatophoren Beziehungen zu bestehen scheinen. Auch scheint es nicht ausgeschlossen, daß die Substanz des Stigmas durch irgendwelche Umsetzungen aus dem Chromatophor entsteht. Ich fand nämlich bei *Pleodorina* zuweilen einzelne Zellen, welche im Zerfall begriffen waren; diese enthielten meist eine ganze Anzahl Körperchen von genau der gleichen rotbraunen Farbe, wie sie dem Stigma eigen ist; die grüne Farbe des Chromatophors war nur noch zum Teil vorhanden. Die Reaktionen, welche ich nebenbei an den Stigmen vorgenommen habe, bestätigen nur die bisherigen Angaben. Nach Alkoholbehandlung waren die Stigmen vollständig verschwunden; mit Jod färbten sie sich schwarz, ebenso mit Überosmiumsäure. Die Stigmen liegen dicht unter der Zelloberfläche, vielleicht sogar etwas derselben angepreßt; von außen betrachtet sind sie rund, von der Seite gesehen nach außen abgeflacht, so daß sie ungefähr halbkugelig sind (Fig. 3*a*). An den vier Stigmen der vegetativen Zellen

---

lichen Teilungen vegetativer Zellen handelt. Kernteilungen habe ich jedoch keine beobachtet, aber Zellen mit zwei Stigmen und zwei Paar Geißeln.

Digitized by Google

habe ich den Eindruck gewonnen, daß sie in der Mitte etwas ausgehöhlt seien, also etwa becherartig gestaltet.

Unsre Kenntnisse von dem Bau der Stigmen (Franzé) scheinen den Schluß zuzulassen, daß es sich hier um Lichtrezeptionsorgane handelt. Dem widersprechen aber die Versuche von Engelmann an *Euglena*, der den experimentellen Nachweis erbrachte, daß nicht das Stigma selbst, sondern eine Stelle vor demselben in der farblosen Körperspitze besonders lichtempfindlich ist. Dieser Versuch, wie andre Erwägungen, auf die ich hier nicht weiter eingehen will, scheinen zu dem Schluß zu berechtigen, daß dem Stigma bei dem Prozeß der Lichtrezeption nicht die wesentlichste Bedeutung zukommt. Auch die Lage des Stigmas ist, wie ich beobachtete, nicht nur bei *Pleodorina*, sondern auch bei *Pandorina*, *Eudorina* und *Volvox* eine sehr auffallende. Daß das Stigma bei den Volvocaceen und Chlamydomonadinen nicht dicht an der Geißelbasis liegt, ist bekannt; aber wo dasselbe genauer liegt, ist bisher nicht näher angegeben worden. Ein Blick auf Fig. 1 zeigt, daß die Stigmen nicht, wie man vermuten sollte, an den Stellen der Zellen liegen, welche nach dem Vorderende der Kolonie zeigt, vielmehr liegen sie stets in einem gewissen Abstand hinter der Geißelbasis, sind also stets dem Licht abgewandt. Die Stigmen liegen in den einzelnen Zellen genau an den einander entsprechenden Stellen. Da aber die Zellen in dem ganzen Verband verschieden orientiert sind, indem die Geißeln jeweils senkrecht durch die kugelige Gallerthülle hindurchtreten und immer von der Stelle der Zelle entspringen, welche am nächsten der Oberfläche der Kolonie liegt, so kommen die Stigmen, wenn man die *Pleodorina* als Ganzes betrachtet, an verschiedenen Stellen zu liegen. Denkt man sich durch eine Kolonie fünf Ebenen gelegt, welche die Zellen eines jeden Kreises äquatorial halbieren, so findet man, daß alle Stigmen auf den südlichen Halbkugeln der Zellen liegen (den vorderen Pol der Kolonien als Nordpol angenommen). Diejenigen der vier vegetativen Zellen liegen dicht am Äquator, die der vier hintersten propagativen Zellen ungefähr am Südpol und die Stigmen der übrigen Zellenkreise in den entsprechenden dazwischenliegenden Zonen. In welcher Weise diese Lageverhältnisse der Stigmen, die bei den übrigen Volvocaceen entsprechende sind, sich mit dem Lichtrezeptionsprozeß in Beziehung bringen lassen, läßt sich vorderhand nicht feststellen. Solange experimentelle Untersuchungen noch ausstehen, wird man besser auf eine Erklärung verzichten. Irgend eine besondere Bedeutung muß den Stigmen jedenfalls zukommen, und daß sie in einer, wenn auch nicht direkten Beziehung zur Lichtperzeption stehen, dafür spricht auch ihre

Digitized by Google

verschiedenartige Ausbildung innerhalb der Kolonie, nämlich ihre symmetrische Anordnung um die Längsachse der Kolonie und ihre zunehmende Größe gegen das Vorderende. Das Verhalten der Stigmen bei der Teilung der Zellen soll in dem Abschnitt über die ungeschlechtliche Fortpflanzung besprochen werden.

Ebenso wie *Volvox* und viele andre Flagellaten ist *Pleodorina* auf eine bestimmte Lichtintensität abgestimmt. Eingehendere Untersuchungen habe ich darüber nicht angestellt. Die Pleodorinen wurden in mäßig großen Kulturschalen gehalten, die in der Nähe eines Fensters standen, jedoch so, daß sie nie von direktem Sonnenlicht bestrahlt wurden. In diesen Gefäßen sammelten sich die Pleodorinen auf der dem Licht zugekehrten Seite an, woraus hervorzugehen scheint, daß die Helligkeit auch hier noch für sie eine suboptimale war.

Jede Zelle besitzt, wie bekannt, zwei Geißeln, welche getrennt durch die Gallerthülle treten und dicht bei einander entspringen. Kofoid bildet ein feines Basalkörperchen an der Basis jeder Geißel ab; es gelang mir nicht diese Elemente aufzufinden, womit ich aber ihre Existenz nicht bezweifeln will, da sie ja sonst bei den Flagellaten eine ziemlich allgemein verbreitete ist. Bei *Gonium* konnte ich sie deutlich nachweisen und fand ferner, daß zwei feine Fäden (Rhizoplasten) von den Basalkörperchen bis zur Kernoberfläche zu verfolgen sind. Die beiden Geißeln von *Pleodorina* sind recht fein und konservieren sich schlecht. Ihre Länge beträgt nach Kofoid 40 μ. Wie ich vermuten möchte, bestehen die Geißeln aus einem basalen, etwas festeren Teil und einem distalen sehr elastischen, denn ich sah wiederholt, daß noch ein kleines Basalstück der Geißel außerhalb der Gallerte nicht an der Bewegung beteiligt war (Fig. 3). Die distalen Teile der Geißeln sind ständig in so schneller Bewegung, daß sich die Art derselben nur schwer feststellen läßt. Soviel ich beobachten konnte, führen die Geißeln kreisende Bewegungen aus. Aus der Summe der Schraubenbewegungen der Geißeln jeder einzelnen Zelle resultiert die Gesamtbewegung der Kolonie, welche eine um die Längsachse der Kolonie rotierende Vorwärtsbewegung ist. Dabei bleibt unaufgeklärt, auf welche Weise die abwechselnden Rechts- und Linksdrehungen zustande kommen. Wahrscheinlich beruht sie doch auf der Rechts- bzw. Linksdrehung der Geißeln jeder Zelle. Weiter fragt es sich nun, ob tatsächlich alle Geißeln einer Kolonie im gleichen Sinn rotieren, darauf muß ich zunächst noch die Antwort schuldig bleiben. Betonen möchte ich jedoch, daß ich nie eine Rückwärtsbewegung der Pleodorinen beobachtete. Kofoid hat die Art der Fortbewegung von *Pleodorina* genauer untersucht und kam

zu dem Ergebnis, daß dabei die Rotationsbewegung von rechts nach links, und zwar um die Haupt- und Längsachse der Kolonie bedeutend über die umgekehrte Richtung prävaliert. Diese Bewegungsrichtung soll auch bei *Pandorina* und *Eudorina* die vorherrschende sein.

Zum Schluß gedenke ich noch der contractilen Vacuolen. Kofoid konnte sie nicht auffinden, und auch ich nahm anfänglich an, daß sie *Pleodorina* fehlten. Deutlich bemerkte ich sie zuerst an lebenden Teilungsstadien. Jede Zelle besitzt zwei Vacuolen, wie es für die Volvocaceen die Regel ist. Sie liegen dicht unter der Oberfläche, ziemlich nahe der Geißelbasis, kontrahieren sich im allgemeinen alternierend, und zwar während der Periode der Teilungen in ziemlich kurzen Intervallen. Sofort nach jeder Teilung findet man in jeder Tochterzelle zwei Vacuolen (Fig. 19). Gut wahrzunehmen waren die contractilen Vacuolen sonst nur noch an ganz jungen Kolonien, sowie an solchen, deren Zellen gerade vor der ersten Teilung standen. Dagegen habe ich sie in mittelgroßen und erwachsenen Kolonien nie sicher auffinden können; ob sie hier überhaupt fehlen, oder ob sie infolge irgendwelcher Schwierigkeiten, wie wahrscheinlicher, nicht wahrzunehmen sind, bleibt dahingestellt.

Ungeschlechtliche Vermehrung.

Wie schon erwähnt wurde, gelang es nicht, die Pleodorinen längere Zeit zu züchten, infolgedessen vermochte ich auch nicht isolierte Exemplare zu verfolgen. Dagegen waren an den Kulturen doch einige Beobachtungen über die Lebensdauer der einzelnen Kolonien und ihre ungeschlechtliche Vermehrung zu machen, die erwähnenswert erscheinen.

Den Abschluß einer Vegetationsperiode bildet bei den Volvocaceen die Zygote. Nach der Copulation treten im Innern des Verschmelzungsproduktes Stoffumlagerungen auf und Reservestoffe werden aufgespeichert; nach außen umgibt sich die Zygote mit einer undurchlässigen, derben Membran und kann in dem Ruhestadium, in welches sie damit eintritt, längere Zeit verbleiben. Die Zygoten sind die einzigen Dauerstadien, welche von den Volvocaceen bekannt sind und ihnen die Möglichkeit geben Zeiten zu überdauern, in welchen die für ihre Existenz und Entwicklung notwendigen Bedingungen fehlen.

Pleodorina bildet ebenfalls Zygoten am Schluß einer Vegetationsperiode. Gestalten sich die Existenzbedingungen minder günstig, so platzt die Zygote, ihr Inhalt tritt heraus und beginnt sich zu teilen und es entstehen Kolonien, die sich auf ungeschlechtlichem Wege

Digitized by Google

vermehren. Dieser Vorgang wurde bisher nur bei *Volvox* beobachtet (KIRCHNER); man darf jedoch annehmen, daß er den übrigen Gattungen ebenfalls zukommt.

Durchschnittlich waren die Kolonien von *Pleodorina* in den Kulturen auf dem gleichen Entwicklungsstadium; zu gleicher Zeit traten die einzelnen Kolonien in das Stadium der ungeschlechtlichen Vermehrung, und auch die Periode der geschlechtlichen Fortpflanzung fiel ungefähr in eine bestimmte Zeit. Dies gleichzeitige Auftreten der Vermehrungsvorgänge kann wohl nur daher rühren, daß die Zygoten, aus welchen sich die Pleodorinen entwickelt haben, entweder zu gleicher Zeit »gekeimt« haben, oder daß sich alle Pleodorinen in der Kultur von einer Zygote herleiteten. Die Dauer des Wachstums einer Kolonie währt ziemlich lange, und soweit ich das annähernd angeben kann, verstreichen fünf bis sechs Tage, bis eine Kolonie herangewachsen ist und sich zu erneuter Teilung anschickt. Diese verhältnismäßig lange Zeit, welche zwischen den einzelnen Teilungsperioden verstreicht, wird verständlich, wenn man bedenkt, daß in diesem Fall nicht wie bei der Zweiteilung eines einzelligen Individuums die Tochterzellen die Hälfte des Volumens des mütterlichen Organismus erhalten, sondern nur der 32. Teil einer Mutterkolonie zur Bildung einer Tochterkolonie verwandt wird. Mithin wird hier auch das Wachstum der einzelnen Zellen und damit der ganzen Kolonie bis zu völliger Entwicklung längere Zeit beanspruchen.

Die Dauer des Wachstums einer Kolonie währt zu den verschiedenen Zeiten einer Vegetationsperiode auch verschieden lang, wie schon daraus hervorgeht, daß die in Teilung tretenden Zellen der Kolonien durchaus nicht zu allen Zeiten die gleiche Größe besitzen. Auch bei *Pleodorina* läßt sich, ebenso wie bei vielen Protozoen, eine mit der Häufigkeit der Teilungen geringe Abnahme des Volumens der ausgebildeten Zellen nachweisen.

Die Teilung der Zellen kündigt sich damit an, daß der Kern mit dem ihn umgebenden Plasma nach der Oberfläche der Zelle wandert (Fig. 14, 15), und zwar zur Geißelbasis. Auch an lebenden Zellen läßt sich dieser Vorgang gut beobachten, d. h. man kann erkennen, daß der Binnenkörper sich der Oberfläche der Zelle nähert, und indem das Chromatophor ihn nicht mehr allseitig umgibt, tritt er etwas deutlicher hervor. Den weiteren Vorgang der Kernteilung konnte ich nur an konserviertem Material feststellen. Die verschiedenen Bilder auf den Schnittserien habe ich in eine Reihenfolge gebracht, wie sie mir am plausibelsten zu sein schien, ohne sie jedoch als ganz sicher

Digitized by Google

anzusehen. Schon bevor der Kern seine Wanderung beginnt, scheint er etwas an Volumen zuzunehmen, dann rückt er an die Oberfläche, und hier vollziehen sich die weiteren Vorgänge. Der Binnenkörper, welcher bei ausgewachsenen Zellen immer eine kleine Vacuole enthält, wird nunmehr allmählich aufgelöst, was man daran sieht, daß die Vacuole immer größer wird. Weiterhin fand ich Kerne, in welchen der Binnenkörper sich in zwei gleiche Teile gespalten hatte, die einander gegenüber der Kernmembran ziemlich dicht anliegen (Fig. 16). Man könnte ja annehmen, daß diese Bilder auch den Schluß der Kernteilung vorstellen; dagegen scheint aber zu sprechen, daß bei der Caryokinese der Kern sich meist in die Länge zieht (Fig. 21), worauf die Durchschnürung eintritt. Auf Fig. 16 hat aber der Kern noch eine vollkommen runde Form. Die beiden Teile des Binnenkörpers zerfallen dann weiter in kleinere Stücke (Fig. 17), indem sich kleinere Brocken von ihnen ablösen. In welcher Weise sich aus diesem Stadium die Spindelform bildet, kann ich nicht angeben. Wahrscheinlich vollzieht sich ihre Bildung wie der gesamte Verlauf der Kernteilung sehr schnell. denn obwohl ich sehr viele Kolonien, die in Teilung begriffen waren, konserviert habe, so waren darunter Kernteilungsbilder recht selten.

Der weitere Vorgang der Kernteilung ist aus den Fig. 18, 21 und 30 zu ersehen. Die Kernmembran scheint auch hier während der Caryokinese erhalten zu bleiben (Fig. 30). Die Zahl der Chromosomen konnte nicht sicher ermittelt werden; es scheinen etwa zwölf vorhanden zu sein, welche die Gestalt von dicken kurzen Stäbchen besitzen; sie färben sich mit Kernfarbstoffen sehr intensiv, mit der Malloryschen Färbung dunkelblau. Diese Chromosomen liegen je einer der äußerst feinen Spindelfasern auf. Letztere vereinigen sich an den beiden Polen der Spindel; ein Centrosom ließ sich jedoch nicht nachweisen. Bei *Volvox* ist der Teilungsvorgang offenbar höher entwickelt, wenn Hartmanns Angabe zutrifft, daß hier Centrosomen vorhanden sind und die Chromosomen schleifenförmige Gestalt besitzen. Der Kernteilungsvorgang bei *Pleodorina* geht dann weiter, indem die Chromosomen sich teilen und die Teilprodukte nach den Polen der Spindel wandern (Fig. 21), um sich hier zusammenzuballen. Auf diesem Zeitpunkt beginnt auch die Zelle sich in der Mitte ringförmig einzuschnüren, und kurz darauf sind beide Prozesse, die Zell- und die Kernteilung, beendigt. Letzteres Stadium ist auf Fig. 20 wiedergegeben. Die Kerne liegen noch dicht nebeneinander, und die beiden neugebildeten Binnenkörper auf den einander zugekehrten Kernseiten. Wie also aus diesem Stadium, und auch aus Fig. 19 zu ersehen ist, welche ein

Digitized by Google

Achtzellenstadium wiedergibt, treten die Kerne zwischen jeder Teilung in ein Ruhestadium ein.

Im morphologischen Teil habe ich schon darauf hingewiesen, daß die beiden contractilen Vacuolen während der Periode der ungeschlechtlichen Teilung besonders deutlich sind und sich in verhältnismäßig kurzen Intervallen kontrahieren. Ich vermute, daß sich dieselben bei der Teilung der Zellen durchschnüren und nicht durch Neubildung entstehen; wenigstens sprechen verschiedene Bilder, die ich an fixiertem Material beobachtet habe, für diese Auffassung. Die Pyrenoide dagegen haben sich schon in der Mutterzelle, bevor die erste Teilung begonnen hat, vermehrt und verteilen sich in ungefähr gleicher Zahl auf die beiden Teilprodukte. Das Chromatophor wird bei jeder Zellteilung einfach halbiert. Bei *Volvox* findet, wie ich beobachtete, auch während der Teilung der Zellen noch eine Teilung des Pyrenoids statt, wie das in Anbetracht der großen Zahl von Zellen, welche hier aus einer hervorgehen, auch kaum anders denkbar ist.

Seine peripherische Lage behält der Kern durch alle weiteren Teilungen bei, so daß man in jeder Zelle einen hellen Pol von dem durch das Chromatophor grün gefärbten Zellleib unterscheiden kann. Durch die allmähliche Einkrümmung der plattenförmigen jungen Kolonie, welche schon auf dem Vierzellenstadium beginnt, erhalten die Zellen auf dem 16- und 32-Zellenstadium eine schwach birnförmige Gestalt, die namentlich an den in der Mitte der Platte liegenden Zellen stärker ausgeprägt ist. Der etwas spitzere Pol ist derjenige, in welchem der Kern liegt.

Auf den Modus der Zellteilung als solchen will ich nur ganz kurz eingehen, denn einmal hat schon Kofoid etwas darüber berichtet und die verschiedenen Stadien der Kolonieentwicklung abgebildet, außerdem verläuft die Entwicklung ursprünglich ganz ebenso, wie sie für die übrigen Volvocineen schon eingehend von verschiednen Autoren beschrieben wurden (s. Goroshankin, Goebel, Bütschli, Klein u. a.).

Wie bei der Mehrzahl der Flagellaten finden auch bei den Volvocaceen ausschließlich Längsteilungen statt. Die beiden ersten Teilungsebenen stehen senkrecht zu einander, und die Linie, in der sie sich schneiden ist die Hauptachse der Mutterzelle, die außerdem auch durch die Geißeln und die Anordnung der übrigen Organoide gekennzeichnet ist. Durch diese beiden Schnittflächen wird die Mutterzelle in vier Zellen geteilt, die jedoch nicht genau in einer Ebene liegen, sondern eine schon ganz schwach gekrümmte Scheibe bilden. Durch die nun folgende Teilung der vier Zellen entsteht das bekannte Kreuz, welches

Digitized by Google

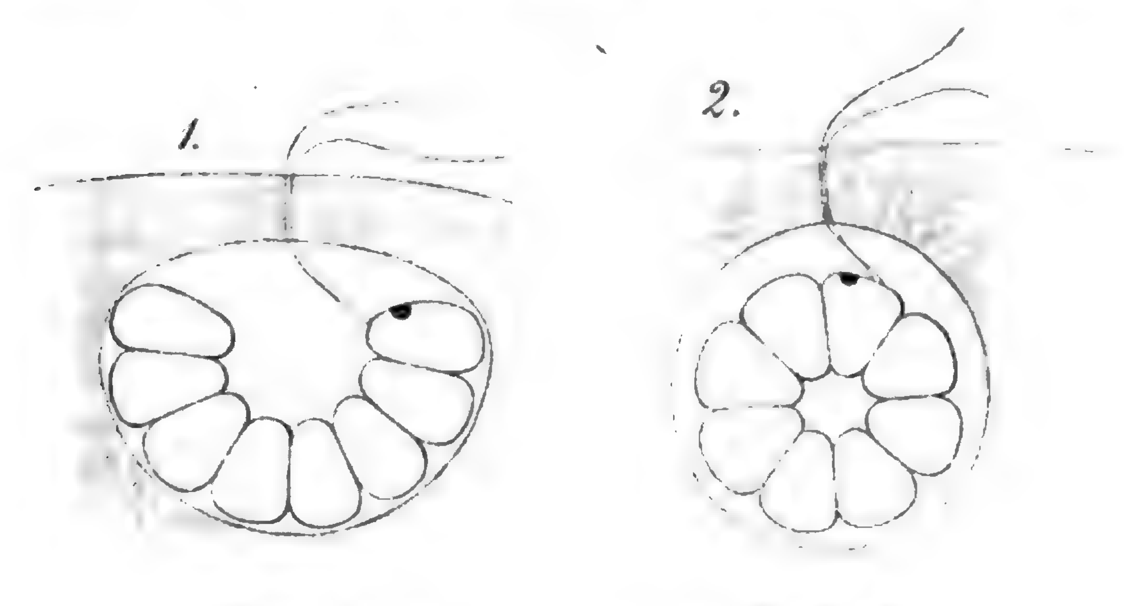
bei allen kugelförmigen Volvocaceen in gleicher Weise hervortritt. Es wird dadurch charakterisiert, daß vier Zellen bis zum Centrum der Zellplatte reichen, während die andern vier nicht so weit reichen und die Ecken zwischen den Kreuzzellen ausfüllen (Fig. 19). Das 16-Zellenstadium (Fig. 34*a* u. *b*) kommt dadurch zustande, daß einmal die vier Kreuzzellen sich durch pericline Wände in vier centrale und vier periphere Zellen teilen, während die Eckzellen sich durch anticline Wände in je zwei Zellen teilen. Daß die Teilungsebene je einer Eckzelle mit der Teilungsebene der benachbarten Kreuzzelle gleichläuft, wie es GOROSHANKIN für *Eudorina* angibt, konnte ich nicht beobachten.

Leider hatte ich zu selten Gelegenheit bei *Pleodorina* die Entstehung des 32-Zellenstadiums (Fig. 35*a* u. *b*) zu beobachten, als daß ich damit die Angaben GOROSHANKINS und GOEBELS für *Eudorina* näher vergleichen könnte. Nach diesen Autoren entsteht das 32-Zellenstadium, nicht, wie man erwarten möchte, durch Teilung aller Zellen des 16 Zellenstadiums; vielmehr so, daß sich die vier centralen Zellen unverändert erhalten, die vier Eckzellen (d. h. die äußere Teilzelle der beiden ursprünglichen Eckzellen des 16-Zellenstadiums) sich in je drei Zellen und die acht Randzellen, welche zu je zwei zwischen den Eckzellen liegen, sich zu 16 teilen. Auf diesem etwas komplizierten Wege soll das 32-Zellenstadium zustande kommen (s. BÜTSCHLI S. 773ff.). Wenn die Bildung des 32-Zellenstadiums auf diesem Wege vor sich geht, die Zahl der Teilungen für die Zellen des 16-Zellenstadiums also eine verschiedene ist, schließlich aber 32 gleichgroße Zellen aus der Teilung hervorgehen, so bliebe nur die Möglichkeit, daß die Zellen des 16-Zellenstadiums verschieden groß sein müßten, je nachdem sie ungeteilt bleiben, sich in zwei oder drei Zellen spalten. Bei *Pleodorina* ist das nun durchaus nicht der Fall; sowohl die Zellen des 16- als auch des 32-Zellenstadiums sind sämtlich annähernd gleich groß und auch bei der Tochterkolonie, welche sich schon kugelförmig geschlossen hat, sind alle Zellen gleich groß. An letzteren ist also auch noch kein Größenunterschied zwischen propagativen und vegetativen Zellen ausgeprägt. Ich möchte nach meinen Beobachtungen noch kein endgültiges Urteil über die Entstehung des 32-Zellenstadiums abgeben und muß die Frage daher vorerst offen lassen. Vielleicht daß gerade die inneren oder auch die äußeren Vorgänge bei dieser letzten Teilungsfolge es verständlich machen könnten, wie die Bildung der vier vegetativen Zellen zu verstehen ist.

Wie ich feststellen konnte, sind es die vier centralen Zellen der 32-Zellenplatte aus welchen die vegetativen Zellen hervorgehen (Fig. 35*a* die vier mit * versehenen Zellen); dies ließ sich folgendermaßen fest-

Digitized by Google

stellen. Ich komme damit zugleich noch auf einige Vorgänge während des Zellteilungsprozesses zu sprechen. Wie schon Kofoid nachwies, geht das Stigma bei der Zellteilung immer auf eine der Tochterzellen über. Es teilt sich nicht und wird zunächst in den Zellen auch nicht neu gebildet. Auf dem 16- oder 32-Zellenstadium fand ich, daß es fast ausnahmslos in einer der Randzellen der Zellenplatte liegt, und wenn sich dann die Zellenplatte immer stärker wölbt, bis sie sich schließlich zur Hohlkugel schließt, dann liegt das ursprüngliche Stigma an dem Pol, welcher der Oberfläche der Mutterkolonie zugewandt ist (Textfig. 1 u. 2), und das ist zugleich auch die Stelle, wo die Blase



Textfig. 1. Textfig. 2.
32-Zellenstadium von *Pleodorina*: 1, offen; 2, geschlossen.

sich geschlossen hat. Wie sich gleich ergeben wird, ist der Verschlußpol der hintere Pol der Tochterkolonie, und demnach müssen also die vegetativen Zellen am entgegengesetzten Pol liegen, und zwar liegen da die vier centralen Zellen der 32-Zellenplatte.

Die Pleodorinen behalten ihre Beweglichkeit bis zu dem Augenblick, in welchem die Tochterkolonien aus der mütterlichen Hülle austreten. Daraus geht hervor, daß die Geißeln der Mutterzellen bis zu diesem Moment erhalten bleiben müssen, was tatsächlich zutrifft. Ebenso wie das Stigma immer einer Zelle verbleibt, so gilt das auch für die Geißeln. Es scheint sogar meist dieselbe Zelle zu sein, welche das mütterliche Stigma und die Geißeln besitzt. Allerdings läßt sich das nur selten sicher feststellen, denn die Geißeln sind sehr fein und ihr Verlauf in der »Bruthöhle«, wie ich den Hohlraum bezeichnen will, in welcher die Tochterkolonie ausgebildet wird, ist oft nicht mit

Digitized by Google

Sicherheit zu erkennen. Die »Bruthöhle« ist einfach die etwas erweiterte Höhle der centralen Gallerte, welche ursprünglich von der Mutterzelle ganz ausgefüllt wurde. Schon nach der ersten Teilung entsteht in der ersten Teilebene eine kleine Lücke zwischen den Tochterzellen und der Gallerte, welche sich mit zunehmender Teilung immer mehr vergrößert, indem auch gleichzeitig der ganze Raum sich erweitert, so daß schließlich die Tochterkolonie frei in der Bruthöhle schwebt, aufgehängt an den beiden Geißeln der Mutterzelle, welche jetzt nur einer der Tochterzellen angehören. Die Tochterkolonien können sich also nicht, wie angegeben worden ist, frei in der mütterlichen Gallerte herumbewegen, sondern sie sind in ihrer Bruthöhle und durch die Geißeln an eine bestimmte Stelle in der Mutterkolonie fixiert; die Tochterkolonien können aber in der Bruthöhle selbst, wenn sie ihre eignen Geißeln ausgebildet haben, hin und herpendelnde Bewegungen machen.

Wenn wir bei *Volvox* die Entstehung einer »Parthenogonidie« verfolgen, so finden wir, daß sie schon auf dem Vierzellenstadium zu einer etwas gekrümmten Platte sich entwickelt, auf dem Acht- und 16-Zellenstadium die Einkrümmung ausgeprägter wird; wenn man die *Volvox*-Kolonien auf diesen Stadien im Querschnitt betrachtet, so bemerkt man, daß die Schicht der vegetativen Zellen an den Stellen, wo eine Tochterkolonie entsteht, sich etwas eingestülpt hat. Die Ausbildung der Tochterkolonien (Textfig. 1 u. 2) vollzieht sich bei *Pleodorina* ungefähr auf die gleiche Weise; es fehlt hier eben die große Anzahl vegetativer Zellen, wodurch bei *Volvox* das Bild einer Invagination zustande kommt. Aber die sich entwickelnden Tochterkolonien sind alle so orientiert, daß sie mit der Öffnung ihrer Grube der Oberfläche der Kolonie zugekehrt sind. Und genau dasselbe gilt, wie wir unten sehen werden, für die Microgametocyten.

Es wurde schon oben erwähnt, daß die einzelnen Zellen einer Zellenplatte mit ihrem hellen Pol der Oberfläche der Mutterkolonie zugekehrt sind. In diesem ungefärbten Teil der Zelle liegt der Kern, im entgegengesetzten das Chromatophor mit dem Pyrenoid. Kurz nachdem sich nun die Zellenplatte zur Kugel geschlossen hat, findet in jeder Zelle eine Umlagerung der Elemente statt, denn bald darauf finden wir, daß der helle Pol nicht dem Hohlraum der Tochterblase zugekehrt ist, sondern nach außen zu gerichtet ist (Fig. 5). Entsprechend findet man auf den Schnitten, daß nun das Pyrenoid in jeder Zelle in dem inneren und der Kern in dem äußeren Teil der Zellen liegt (Fig. 23).

Digitized by Google

Das Stadium, auf welchem die Zellen der Tochterkolonie dichtgedrängt nebeneinander liegen und eine kugelförmige Blase bilden, währt nur ganz kurze Zeit. Bald vergrößert sich die Blase etwas, die einzelnen Zellen runden sich ab, und zwischen ihnen tritt Gallerte auf, welche auch eine Hülle um die Tochterkolonie bildet. Auf diesem Stadium nimmt die junge Kolonie dann bald ihre definitive eiförmige Gestalt an.

Kurz nach dem sich die Tochterblase geschlossen hat, spitzen sich die hellen, nach außen gerichteten Pole der Zellen etwas zu, und zwei feine glashelle Stäbchen werden aus ihnen gleichsam herausgeschoben. So entstehen die Geißeln, die, nachdem sie eine gewisse Länge erreicht haben, langsam hin und her pendelnde Bewegungen machen. Erst zu dieser Zeit treten in den Zellen die Stigmen auf, und ihre Lage in den Zellen bildet ein weiteres Merkmal dafür, welcher Pol der vordere der Tochterkolonie wird. Diese typische Anordnung der Stigmen (worauf im morphologischen Teil eingegangen wurde) läßt feststellen, daß der vordere Pol der Tochterkolonie dem Centrum der Mutterkolonie zugekehrt ist (Fig. 5). Die Unterschiede in der Größe der Stigmen sind auf diesem Stadium zwar noch ganz minimal.

Während dieser Periode, die am lebenden beobachtet wurde, finden zweifellos auch im Kern verschiedene Vorgänge statt, welche zum Teil mit der Bildung der Geißeln in Zusammenhang stehen dürften. Wegen der außerordentlichen Kleinheit des Objektes war es mir trotz eifrigen Bemühens nicht möglich diese Vorgänge aufzuklären. Ich muß mich hier darauf beschränken auf die Fig. 23—27 zu verweisen. Vielleicht werden sich diese Bilder durch die Kenntnis der Vorgänge bei geeigneteren Objekten später verstehen lassen. Zu diesen Figuren sei nur kurz folgendes bemerkt. Das Netzwerk in den Zellen (Fig. 23) habe ich nur in ganz wenigen Fällen mit der Heidenhainschen Eisenhämatoxylinmethode nachweisen können. Die Fig. 24 u. 25 beziehen sich auf Tochterkolonien, die noch nicht ausgeschlüpft waren, und ich vermute, daß die verschiedenen Kernbilder mit der Bildung der Geißeln (bzw. der Entstehung der Blepharoplasten) in Zusammenhang zu bringen sind. Die Fig. 26 u. 27 stammen von jungen freilebenden Tochterkolonien, wo der Kern noch seine exzentrische Lage hat und die chromatinhaltigen Elemente noch nicht zu einem einheitlichen Binnenkörper zusammengetreten sind. Erst nachdem die Zellen einen ungefähren Durchmesser von 9 μ erreicht haben, findet man in dem Kern den für die ausgebildeten Zellen typischen Binnenkörper, worauf der Kern bald in das Centrum der Zelle wandert.

Digitized by Google

Geschlechtliche Fortpflanzung.

Wie wir aus den Untersuchungen KLEINS wissen, können die beiderlei Sexualprodukte bei *Volvox* sowohl in ein und derselben, als auch in verschiedenen Kolonien ausgebildet werden. Bei *Eudorina* gibt es nur getrenntgeschlechtliche Kolonien, d. h. solche, deren sämtliche generative Zellen entweder nur Ei- oder Samenmutterzellen werden. Im Jahre 1858 hat CARTER eine *Eudorina* beschrieben, deren vier vordere Polzellen sich zu Spermatozoenplatten ausbilden, während die 28 übrigen Zellen der Kolonie zu Eizellen wurden. Diese Beobachtung wurde seitdem nicht bestätigt. Ich erwähne sie hier, weil man vielleicht vermuten möchte, daß dieser Fall auch für *Pleodorina* zutreffen könnte, daß sich nämlich aus den vier kleinern Polzellen Spermatozoen, aus den übrigen Eizellen entwickelten. Wie jedoch die Untersuchung der geschlechtlichen Kolonien von *Pleodorina* ergibt, trifft dieses Verhalten hier nicht zu.

Zunächst sei hervorgehoben, daß die vier kleineren vorderen Zellen von *Pleodorina* auch bei der geschlechtlichen Fortpflanzung ihre vegetative Funktion beibehalten. Nachdem die Microgameten ausgeschwärmt sind, sinkt die Gallerthülle mit den vier vegetativen Zellen zu Boden. Das gleiche galt für die weiblichen Kolonien, die Gallerthülle mit den 28 befruchteten Eiern, welche sich zu Zygoten umbilden, zerfällt dann, und die vegetativen Zellen sterben ab.

Über die geschlechtliche Fortpflanzung bei *Pleodorina* kann ich mich ganz kurz fassen, denn abgesehen von dem eben erwähnten Verhalten der vorderen Zellen, scheinen die Verhältnisse genau dieselben zu sein wie bei *Eudorina*. Auch bei *Pleodorina* gibt es männliche und weibliche Kolonien. Die letzteren unterscheiden sich kaum merkbar von den ausgewachsenen ungeschlechtlichen Kolonien, nur daß die Eizellen (Macrogameten) vielleicht eine Spur größer werden, als die propagativen Zellen der ungeschlechtlichen Kolonien. Ob vor der Copulation ein Reifungsprozeß an den Macrogameten sich vollzieht, möchte ich bezweifeln. Alle Eizellen, die ich daraufhin untersuchte, zeigten keinerlei Veränderung des Kernes. Derselbe lag, genau wie bei den propagativen Zellen der ungeschlechtlichen Kolonien, im Centrum der Zellen.

Der Verlauf der Kernteilung bei der Bildung der Microgameten entspricht völlig dem, was oben bei der ungeschlechtlichen Vermehrung beschrieben wurde. Das ergibt sich auch aus den Kernbildern der Figuren 31 u. 33; Fig. 31 stellt eine Microgametocyte vor der ersten

Digitized by Google

Teilung dar. Auf Fig. 33 sieht man rechts eine Microgametocyte, auf dem Zweizellenstadium; die Kerne haben sich schon zu Spindeln umgebildet und schicken sich zu erneuter Teilung an. Auch bei der Bildung der Microgameten treten die Kerne zwischen jeder Teilung in ein Ruhestadium ein.

Aus einer Microgametocyte entstehen 64 oder 128 Microgameten; letzteres scheint häufiger der Fall zu sein. Sie sind immer zu einer Platte angeordnet, die mehr oder weniger stark gebogen ist, indem ihre Wölbung gegen das Centrum der Kolonie gekehrt ist, genau so wie das oben für die ungeschlechtlichen offenen 32-Zellenstadien beschrieben wurde. Die Verteilung der Organoide in den einzelnen Microgameten ist so, daß in dem Teil, der der Höhlung der Platte zugekehrt ist, das Chromatophor liegt (Fig. 6), welches hier eine gelblichgrüne Farbe besitzt. Das Chromatophor nimmt etwa die Hälfte des Volumens des Microgameten ein und enthält ein Pyrenoid (Fig. 33). Die andre Zellhälfte ist hell und durchsichtig; hier liegt der Kern, in welchem 3—5 Chromatinkörner zu sehen sind (Fig. 32, 33). An der Spitze des hellen Poles oder nahe demselben liegt das kleine Stigma, und dicht dabei entspringen die beiden Geißeln der Microgameten (Fig. 2). An der Grenze der gefärbten und ungefärbten Hälfte liegen einige Körnchen, die wahrscheinlich zu den »roten Körnchen« gehören. Nachdem sich die Microgameten aus der Platte losgelöst haben, scheint sich die Lage der einzelnen Elemente etwas zu verändern. Genau so wie bei der ungeschlechtlichen Vermehrung gehen das Stigma und beide Geißeln der Microgametocyte auf einen Microgameten (Fig. 2 u. 6) der Mutterzelle über, an welchen in diesem Fall die ganze Microgametenplatte aufgehängt ist. Infolge der Geißelbewegungen jedes Microgameten flottiert die ganze Zellenplatte in der Mutterkolonie hin und her. Das 32-Zellenstadium, welches auf Fig. 6 abgebildet ist, und dessen Microgameten ganz normal ausgebildet sind, stammte aus einer Kultur, die ich schon mehrere Tage lang in einer Schale gehalten hatte. Ob derartige Zahlendifferenzen von 32—128 Microgameten auch unter normalen Bedingungen existieren können, muß ich dahingestellt sein lassen.

Sind die Microgameten voll ausgebildet, so verlassen die ganzen Platten die mütterliche Hülle, schwimmen herum und heften sich schließlich an einer weiblichen Kolonie an. Nunmehr lösen sich die einzelnen Microgameten aus dem Verband los, dringen in die Gallerte der weiblichen Kolonie ein und bewegen sich tastend in derselben herum. Haben sie eine Eizelle erreicht, so kriechen sie noch

Digitized by Google

längere Zeit auf deren Oberfläche herum, worauf erst die Copulation eintritt.

Bald nach der Befruchtung beginnt sich die Eizelle zur Zygote umzubilden. Die dunkelgrüne Farbe des Chromatophors schwindet zusehends, die Zelle wird bald hellgelb, und wenn die Zygote fertig ausgebildet ist, so hat sie eine gelbbraune Farbe. Gleichzeitig mit diesem Farbenwechsel scheidet die befruchtete Eizelle eine Membran aus, welche in wenigen Tagen eine ziemliche Stärke erreicht; sie ist an ihrer Oberfläche ganz glatt. Von der Undurchlässigkeit dieser Hülle bekam ich dadurch eine Vorstellung, daß es mir nicht gelungen ist, den Inhalt der Zygoten, wenn dieselben nicht angeschnitten waren, zu färben.

Auf einem Schnitt durch eine Zygote sieht man, daß gleichzeitig mit den Veränderungen, die in dem Chromatophor stattgefunden haben, auch die Pyrenoide ihre Gestalt verändern. In den Eizellen hatten sie, ebenso wie in den propagativen Zellen der ungeschlechtlichen Kolonien eine kugelige Form. Nunmehr sind sie größer geworden, haben eckige Umrisse und die sie umgebende helle Zone, welche von der nicht färbbaren Stärkehülle ausgefüllt wird, hat sich bedeutend verbreitert (Fig. 28). Das ganze Plasma hat ein vacuoläres Aussehen, und demselben sind fetthaltige Reservestoffe eingelagert. Der Kern der Zygoten ist verhältnismäßig klein; in seinem Bau zeigt er keine wesentlichen Veränderungen.

Zum Schluß dieser Arbeit spreche ich meinem hochverehrten Lehrer, Herrn Prof. Bütschli, für die wertvolle Anregung und liebenswürdige Teilnahme meinen herzlichen Dank aus. Ebenso erlaube ich mir, Herrn Prof. Schuberg für seine vielfache freundliche Hilfe meinen besten Dank abzustatten.

Heidelberg, Oktober 1907.

Literaturverzeichnis.

83—87. O. Bütschli, Mastigophora. Bronns Ordnungen und Klassen des Tierreichs. I. 2. Abt.

90. — Über den Bau der Bakterien u. verw. Organismen. Leipzig 1890.

96. — Weitere Ausführungen über den Bau der Bakterien und Cyanophyceen.

02. — Bemerkungen über Cyanophyceen und Bakteriaceen. Arch. f. Protistenk. Bd. II. S. 41—59.

Digitized by Google

58. H. J. CARTER, On Fecundation in Eudorina elegans and Cryptoglena. Ann. mag. nat. hist. Bd. II. S. 237—253.
94. G. CLINTON, Pleodorina in Illinois. Botan. Gazette. Bd. XIX. S. 383.
75. F. COHN, Die Entwicklungsgeschichte der Gattung Volvox. Festschr. z. GÖPPERTS 50 jährig. Doktorjubiläum. Breslau.
95. O. E. DILL, Die Gattung Chlamydomonas und ihre nächsten Verwandten. Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. XXVIII.
82. TH. W. ENGELMANN, Über Licht und Farbenperception niederster Organismen. PFLÜG. Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. XXIX. S. 387.
82. K. GOEBEL, Grundzüge der Systematik und speziellen Pflanzenmorphologie.
90. GOROSHANKIN, Beiträge zur Kenntnis der Morphologie und Systematik der Chlamydomonaden. I. Chlamydomonas Braunii (Gorosh.).
91. — Desgl. Chlamydomonas Reinhardi (Dangeard) und seine Verwandten.
75. — Genesis im Typus der palmellenartigen Algen. Mitt. d. Kais. Ges. naturf. Freunde in Moskau.
04. M. HARTMANN, Die Fortpflanzungsweisen der Organismen, Neubenennung und Einteilung derselben, erläutert an Protozoen, Volvocineen und Dicyemiden. Biol. Centralbl. Bd. XXIV. 1904.
79. O. KIRCHNER, Zur Entwicklungsgeschichte von Volvox minor (Stein). COHNS Beitr. zur Biologie der Pflanzen. Bd. III. Heft 1. S. 99 ff.
92. G. KLEBS, Flagellatenstudien. Diese Zeitschr. Bd. LV. S. 265—445.
89. G. KLEIN, Morphologische und biologische Studien über die Gattung Volvox. PRINGSHEIMS Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. XX. 2.
90. — Vergl. Untersuchungen über Morphologie und Biologie der Fortpflanzung bei der Gattung Volvox. Ber. d. naturf. Ges. Freiburg i. B. Bd. V. 1.
98. C. A. KOFOID, Art. V. Plancton Studies. II. On Pleodorina illinoisensis, a new species of the plancton from the Illinois Rivers. Bull. Illinois State Labor. Nat. Hist. Bd. V. S. 273—293.
99. — Art. IX. Plancton Studies. III. On Platydorina, a new genus of the family Volvocidae, from the Plancton of the Illinois-River. Bull. Illinois River State Labor of Nat. Hist. Bd. V.
96. R. LAUTERBORN, Untersuchungen über Bau, Kernteilung und Bewegung der Diatomeen. Leipzig.
04. — Beitr. zur Fauna und Flora des Oberrheins und seiner Umgebung. II. Faunist. und biolog. Notizen. Mitt. d. Polichia. Naturw. Verein. d. Rheinpfalz. Jahrg. 1904. S. 65.
04. A. MEYER, Orientierende Untersuchungen über Verbreitung, Morphologie und Chemie des Volutins.
94. D. M. MOTTIER, Pleodorina in Indiana. Botan. Gazette. Bd. XIX. S. 383.
04. F. OLTMANNS, Morphologie und Biologie der Algen. Jena 1904.
93. W. SCHMIDLE, Über den Bau und die Entwicklung von Chlamydomonas Kleinii n. sp.
82. FR. SCHMITZ, Die Chromatophoren der Algen. Bonn.
94. W. R. SHAW, Pleodorina a new genus of the Volvocineae. Botan. Gazette. Bd. XIX. S. 279—283.
05. H. SCHUBOTZ, Beiträge zur Kenntnis der Amoeba blattae (Bütschli) und Amoeba Proteus. (Pall). Arch. f. Protistenkunde Bd. III. S. 1—46.

Digitized by Google

Erklärung der Abbildungen.

Gemeinsame Bezeichnungen.

bk, Binnenkörper;
chr, Chromatophor;
chs, Chromosom;
ctp, Cytoplasma;
g, Geißel;
gl, Gallerte;
glh, Gallerthülle;
km, Kernmembran;
mct, Microgametocyt;
mik, Microgamet;
n, Kern;
pyr, Pyrenoid;
rk, rote Körnchen;
sp, Kernspindel;
st, Stigma;
sth, Stärkehülle;
vk, contractile Vacuole;
z, Zygote;
zp, propagative Zelle;
zv, vegetative Zelle.

Tafel XXVII.

Nach lebenden Präparaten gezeichnet.

Fig. 1. Ausgewachsene Kolonie. Vergr. 640.

Fig. 2. Microgametocyte von der Fläche gesehen (64-Zellenstadium). Vergr. etwa 1500.

Fig. 3. Propagative Zelle. Vergr. 1500.

Fig. 3*a*. Stigma bei noch stärkerer Vergrößerung.

Fig. 4. Vegetative Zelle. Vergr. 1500.

Fig. 5. Junge Tochterkolonie, die noch von der mütterlichen Gallerte umgeben ist. Vergr. 1500.

Fig. 6. Microgametocyte von der Seite gesehen, aus 32 Zellen bestehend. Vergr. 1500.

Tafel XXVIII.

Nach konservierten Total- und Schnittpräparaten gezeichnet (ausschl. Fig. 11, 34 u. 35). Vergr. 1500.

Fig. 7. Schnitt durch eine propagative Zelle. Verschiedene feine cytoplasmatische Fäden treten bis an die Peripherie der Zelle. Der nach oben gerichtete stärkere Strang ist der Plasmahals, welcher stets nach der Oberfläche der Kolonie zu gerichtet ist. Sublimat-Essigs. WEIGERTS Eisenhämatoxylin.

Fig. 8. Desgl. Sublimat-Essigs. MALLORYsche Färbung.

Fig. 9. Desgl. Die lamellöse Anordnung des Chromatophors ist deutlich zu sehen. $^1/_2$ %ige Osmiumsäure, MALLORYsche Färbung.

Fig. 10. Desgl. Oberflächlicher Schnitt. $^1/_2$ %ige Osmiumsäure, MALLORYsche Färbung.

Fig. 11. Propagative Zelle, nach dem Leben gezeichnet. Die roten Körnchen (*rk*) sind mit Neutralrot dargestellt worden.

Fig. 12. Desgl. mit Sublimat-Essigs. fixiert. Die roten Körnchen mit DELAFIELDschem Hämatoxylin gefärbt.

Fig. 13 *a*—*c*. Drei Zellen von in Sublimat-Essigs. konserviertem Material in Wasser betrachtet.

Digitized by Google

Fig. 14. Propagative Zelle; die Zelle bereitet sich zur Teilung vor und der Kern rückt an die Oberfläche. Sublimat-Essigs. Hämalaun.

Fig. 15. Desgl. Sublimat-Essigs. Hämalaun.

Fig. 16. Schnitt durch zwei Zellen eines Vierzellenstadiums. Jede Zelle enthält zwei Binnenkörper. Sublimat-Essigs. Hämalaun.

Fig. 17. Desgl. Der Binnenkörper zerfällt in kleine Stücke. Sublimat-Essigs. Malloryschc Färbung.

Fig. 18. Vierzellenstadium, Flächenschnitt. Jede Zelle befindet sich auf dem Stadium der Caryokinese. Sublimat-Essigs. Mallorysche Färbung.

Fig. 19. Achtzellenstadium; die contractilen Vacuolen sind zum Teil nach den Beobachtungen an lebenden Teilungsstadien eingezeichnet. Sublimat-Essigs. Hämalaun.

Fig. 20. Zwei Zellen kurz nach der Teilung. Die Binnenkörper liegen an den einander zugekehrten Seiten der beiden Kerne. Sublimat-Essigs. Hämalaun.

Fig. 21. Drei Zellen eines 16-Zellenstadiums in Teilung begriffen. Sublimat-Essigs. Mallorysche Färbung.

Fig. 22. Drei Zellen eines 16-Zellenstadiums. Das Chromatin der Kerne ist netzförmig angeordnet. Sublimat-Essigs. Mallorysche Färbung.

Fig. 23. Querschnitt durch eine junge Tochterkolonie. In jeder der Zellen ist ein fädiges Netzwerk sichtbar. Sublimat-Essigs. Eisenhämatoxylin nach Heidenhain.

Fig. 24. Stück einer Tochterkolonie, die noch nicht ausgeschlüpft ist (Totalpräparat). Sublimat-Essigs. Delafields Hämatoxylin.

Fig. 25. Schnitte durch Zellen einer eben gebildeten Tochterkolonie; Kerne in verschiedenen Stadien. Sublimat-Essigs. Delafieldsches Hämatoxylin.

Fig. 26 u. 27. Stück einer freilebenden Tochterkolonie. Sublimat-Essigs. Delafieldsches Hämatoxylin. (Fig. 26 ist aus einem Totalpräparat, Fig. 27 aus einem Schnitt.)

Fig. 28. Schnitt durch eine Zygote. Sublimat-Essigs. Mallorysche Färbung.

Fig. 29. Zygote in toto. Die oberflächliche Hülle besteht aus Gallerte. Sublimat-Essigs. Mallorysche Färbung.

Fig. 30. Kernteilungsfigur; die erste Teilung aus einer ungeschlechtlichen Teilungsserie. Vergr. ungefähr 2000. Sublimat-Essigs. Mallorysche Färbung.

Fig. 31. Spermatocyte vor der ersten Teilung. Sublimat-Essigs. Mallorysche Färbung.

Fig. 32. Fertig ausgebildete Spermatocyte, aus 128 Zellen bestehend. Sublimat-Essigs. Delafieldsches Hämotoxylin.

Fig. 33. Schnitt durch eine Kolonie mit Spermatocyten verschiedener Stadien. Sublimat-Essigs. Mallorysche Färbung.

Fig. 34*a* und *b*. 16-Zellenstadium nach dem lebenden gezeichnet, a, von oben, b, von der Seite gesehen.

Fig. 35*a* und *b*. 32-Zellenstadium. Desgl. wie in Fig. 34.

Digitized by Google

Untersuchungen über das Nervensystem der Alcyonaria.

Von

Dr. Nicolai Kassianow.

(Aus dem zoologischen Institut zu Heidelberg.)

Mit Tafel XXIX—XXXI und 2 Figuren im Text.

Inhalt.

Seite

I. Einleitung. Methoden 479
II. Übersicht der früheren Beobachtungen über das Nervensystem der *Octocorallia* 482
III. Ectoderm 489
A. Tentakel 489
Form der Tentakel. Orale und aborale Fläche 489
Orale Fläche. Bau des Ectoderms 489
Deckzellen 490
Nesselzellen 491
Drüsenzellen 491
Muskelzellen 492
Nervenfaserschicht 492
Ganglienzellen 494
Sinneszellen 496
Beziehungen der Sinneszellen zu den Nesselzellen 496
Aborale Fläche der Tentakel 498
Tentakelfiederchen 500
B. Mundscheibe 501
Vergleich des Ectoderms der Mundscheibe mit dem der Tentakel 501
Nervenfaserschicht auf Schnitten 501
Nervenfasern und Ganglienzellen auf Macerationspräparaten 501
Verteilung der Nervenzellen 502
Erklärung der Verteilungsart der Nervenelemente auf der Mundscheibe 507
C. Schlundrohr 510
Die Form seiner typischen Zellen 510
Drüsenzellen 511

Digitized by Google

Seite
Nervenschicht 512
Nervenfasern und Ganglienzellen auf Macerationspräparaten 512
Über die nervöse Natur der Schlundrohrzellen 513
Die stärkere Entwicklung der Nervenschicht längs der Anheftungslinie der Septen 513
Die Entwicklung der Nervenschicht im unteren Teil des Schlundrohres 513
Siphonoglyphe 514
Beziehungen der Nervenschicht des Schlundrohres zu der der Mundscheibe 515
Erklärung der Verteilungsart der Nervenzellen im Schlundrohrepithel und die Verteilung der Muskelfasern auf den Septen 515
D. Mauerblatt 519
Mauerblattectoderm auf den Macerationspräparaten . . . 519
Deckzellen 520
Nesselzellen 520
Zellen mit feinen Fortsätzen 520
Die Natur der Zellen mit feinen Fortsätzen 521
Mangel der Nervenschicht im Mauerblattectoderm . . . 522
E. Ectoderm des Cönosarks und die Frage nach dem kolonialen Nervensystem 522
IV. Die Gallerte und die Gallertzellen 524
V. Entoderm und das entodermale Nervensystem 527
Charakter der Entodermzellen 527
Ganglienzellen zwischen den Muskelfasern der Septen . . 528
Anordnung der entodermalen Muskulatur 528
VI. Gastralfilamente 529
VII. Zusammenstellung der gewonnenen Resultate 530
Benutzte Literatur 532
Tafelerklärung 533

I. Einleitung.

Auf Vorschlag des Herrn Prof. O. Bütschli habe ich im Jahre 1902 begonnen, die Frage über das Nervensystem der *Octocorallia* zu untersuchen. Die Arbeit wurde im zoologischen Institut zu Heidelberg angefangen und auch zum großen Teil ausgeführt; weitergeführt habe ich sie auf den biologischen Anstalten zu Triest, Bergen und Villefranche, wo auch das Material gesammelt wurde; der Abschluß geschah endlich in dem vergleichend-anatomischen Institut zu Moskau. Als Material dienten mir hauptsächlich *Alcyonium digitatum* L. und *palmatum* Pall., besonders die erstere Art; weshalb die Beschreibung überall, wo nicht ausdrücklich *Alcyonium palmatum* genannt wird, sich auf *Alcyonium digitatum* bezieht. Schon im Juli 1903 habe ich in

Digitized by Google

Bergens Museums Aarbog einige damals gewonnene Tatsachen, welche zugleich den Hauptteil meiner Befunde bilden, als vorläufige Mitteilung publiziert.

Die Umstände haben es mir, zu meinem Bedauern, nicht erlaubt, die Frage über das Nervensystem so weit zu lösen, als ich wünschte; vor allem muß ich das interessante Problem, ob der ganze Alcyonarienstock in nervöser Beziehung etwas Einheitliches darstellt oder nicht, einstweilen offen lassen. Ich veröffentliche aber dessen ungeachtet die Ergebnisse in dem Stadium, in welchem sie sich zurzeit befinden, in der Hoffnung, daß die an den einzelnen Polypen erzielten Befunde weitere Untersuchungen, welche die Frage nach dem kolonialen Nervensystem des Alcyonarienstocks endgültig entscheiden können, wenigstens erleichtern werden.

Ich fühle mich zu besonderem Dank allen denen verpflichtet, welche mir bei dieser Arbeit auf eine oder die andre Weise geholfen haben; in erster Linie ergreife ich die Gelegenheit, Herrn Prof. O. Bütschli, welcher mich auf dies Thema aufmerksam gemacht und der sich meiner zoologischen Studien so gütig angenommen hat, meinen tiefgefühlten Dank auszusprechen.

Der größten Liebenswürdigkeit und des freundlichsten Entgegenkommens erfreute ich mich seitens der Vorsteher der biologischen Anstalten von Triest, Bergen und Villefranche, der Herren Prof. Cori, Davidoff und O. Nordgaard, welche alles taten, um mir das nötige Material zu verschaffen und meine Arbeit zu fördern; sie haben mich dadurch zu aufrichtigstem Danke verpflichtet. Es ist ferner für mich eine angenehme Pflicht, auch Herrn Prof. Mensbier meinen innigsten Dank auszusprechen für die liebenswürdige Erlaubnis, die Arbeit in seinem Institut zu Ende zu führen.

Methoden.

Zur Untersuchung dienten mir Schnittserien und Macerationspräparate von *Alcyonium digitatum* L. und *Alcyonium palmatum* Pall. Zur Fixierung benutzte ich vorzugsweise das Hertwigsche Gemisch, d. h. einen Teil $^1/_5$%ige Essigsäure und einen Teil $^1/_{20}$%ige Osmiumsäure, welches sich als vorzügliches Fixierungsmittel erwies. Es ist sehr wichtig, daß die Zellen des Ectoderms nicht körnig erscheinen, denn sonst wird die Nervenfaserschicht, welche sehr oft als eine feinkörnige Schicht des Epithels auftritt, durch das körnige Protoplasma der Ectodermzellen vorgetäuscht. Der Zusatz von Osmiumsäure leistet gerade

Digitized by Google

in diesem Sinne sehr gute Dienste; die Zellen bekommen durch dieselbe scharfe Konturen, und ihr Protoplasma erscheint mehr homogen, zuweilen sogar glasig. Der Zusatz von Essigsäure muß sehr gering sein, sonst bekommt das Protoplasma der Zellen leicht das wenig erwünschte körnige Aussehen.

Um die Tiere ausgestreckt zu fixieren und sie für diesen Zweck zu betäuben, diente mir Magnesiumsulfat, welches ich dem Meerwasser, in dem die Tiere sich befanden, allmählich zusetzte, bis das Wasser etwa 3% davon enthielt (ein größerer Prozentsatz schadet auch nicht). Nach einigen Stunden waren die Tiere betäubt und konnten in die Fixierungsflüssigkeit eingelegt werden. Um jedoch sicher zu sein, daß sie in den verhältnismäßig schwachen Lösungen von Osmium- und Essigsäure ausgestreckt absterben, habe ich die Kolonien sofort nach dem Einlegen stark hin und her geschüttelt.

Wer zuerst Magnesiumsulfat zu diesem Zweck empfohlen hat, weiß ich nicht; ich habe es auf Rat von Prof. Cori angewandt. Manchmal dauert es recht lange, bis die Tiere in der Gefangenschaft sich ausstrecken. Durch den Zusatz von Magnesiumsulfat werden die Polypen sehr rasch und meistens unfehlbar zu vollkommener Entfaltung gebracht. Dieser Umstand macht das Magnesiumsulfat für solche Zwecke noch wertvoller.

Die angefertigten Schnitte von 3 μ Dicke wurden mit Boraxkarmin (Kernfärbung) und Bleu de Lyon (Protoplasmafärbung) oder mit Hämatoxylin (Kernfärbung) und Eosin (Protoplasmafärbung) tingiert; die erstere Färbung habe ich vorgezogen.

Zur Maceration bediente ich mich der wohlbekannten Methode von O. und R. Hertwig, d. h. leichte Fixierung für kurze Zeit (1—2 Minuten) in dem Gemisch von einem Teile einer $^1/_5$ %igen Essigsäure und einem Teile einer $^1/_{25}$%igen Osmiumsäurelösung und darauffolgende Maceration während 24 Stunden oder länger in $^1/_{10}$%iger Essigsäure (alles in Meerwasser gelöst). Durch Klopfen auf das Deckgläschen konnte man weitere Isolationen der Zellen erzielen.

Bekanntlich färben sich die Zellkerne nach der Wirkung der Osmiumsäure sehr schlecht und sind deshalb in Macerationspräparaten schwer nachzuweisen. Es gelang mir, dem abzuhelfen, indem ich das Macerationsmaterial nach dem Fixieren und vor dem Einlegen in die Macerationsflüssigkeit kurze Zeit mit schwacher Salzsäure behandelte. Nach dieser Behandlung färbten sich die Kerne mit Hämatoxylin in gewöhnlicher Weise.

II. Übersicht der früheren Beobachtungen über das Nervensystem der Octocorallia.

In der Literatur finden wir nur sehr unbestimmte Angaben über das Vorkommen von Nervenelementen bei *Octocorallia*; vor allem suchen wir vergebens genauer ausgeführte Abbildungen, an welchen man die Beschreibungen so delikater histologischer Elemente auf ihre Sicherheit prüfen könnte. KOROTNEFF (1887) z. B., welcher ein sehr kompliziertes Nervensystem bei *Veretillum* beschrieb, hat leider gar keine Abbildungen beigefügt. So ist es schwer zu kontrollieren, ob wirklich Nervenzellen gesehen und nicht etwa ganz andre Elemente für solche gehalten wurden. In vielen Fällen war das letztere sicher der Fall, wie wir weiterhin sehen werden; es waren meist Gallertzellen, die für Nervenzellen gehalten wurden.

Bei A. KOELLIKER (1872, S. 44), in dem umfangreichsten Werke, welches über *Octocorallia* existiert, finden wir über das Nervensystem nur sehr wenig. »Es ist mir nicht gelungen«, sagt er, »mit Bestimmtheit Nerven aufzufinden. Es findet sich nämlich an der Anheftungsstelle der Mesenterialfilamente und weiterhin an derjenigen der Septula an jedem ein besonderer longitudinaler Faserzug, den ich weder dem Muskelgewebe, noch der Bindesubstanz mit Bestimmtheit einzureihen vermag. Es sind feine gerade Fasern, stellenweise mit kleinen zellenartigen Körpern gemengt, die ich kein Bedenken tragen würde, für Nervenfasern zu erklären, wenn es mir gelungen wäre, irgendwo von denselben abgehende Fasern wahrzunehmen. . . . Auch sonst habe ich nirgends, selbst an den dünnsten Muskelplatten nicht, eine Spur verästelter Fasern gesehen, die als Nerven zu deuten gewesen wären.« Diese Faserzüge KOELLIKERS können aber kaum dem Nervensystem zugehören. Obschon es mir gelang, einzelne Ganglienzellen zwischen den Muskelfasern der Septen nachzuweisen, konnte ich doch nichts finden, was dem von KOELLIKER in den angeführten Zitaten Beschriebenen entspräche. Zu beiden Seiten der Anheftungslinie der Septen an das Mauerblatt verlaufen longitudinale Muskelfaserzüge, welche bis jetzt übersehen wurden. Es mag sein, daß KOELLIKER diese Züge gemeint hat.

In der Arbeit von POUCHET et MYÈVRE (1870) treffen wir neben unrichtigen Angaben, z. B. der, daß dem Mauerblatte das äußere Epithel fehlt und die Gallerte auf diese Weise unbedeckt sei, richtige und eingehende Beschreibungen der Muskulatur von *Alc. palmatum* und *digitatum*. Dies bezieht sich vor allem auf die Muskulatur der Tentakel,

Digitized by Google

welche selbst von späteren Forschern (z. B. HICKSON, 1895) unrichtig dargestellt wurde. Über das Nervensystem aber finden wir nur folgendes: »Nous devons ici signaler de notre côté des traînées granuleuses fusiformes que nous avons observées à l'état frais entre les fibres musculaires, sur le trajet des faisceaux et qui peut-être pourraient être interpretées comme des éléments nerveux mêlés aux éléments musculaires.« Auf den Macerationspräparaten kann man sich überzeugen, daß Ganglienzellen unzweifelhaft zwischen den Muskelfasern vorkommen, ja auch auf Schnitten sind sie zufällig und mit größter Mühe zu finden; doch die »traînées granuleuses« der genannten Forscher sind aller Wahrscheinlichkeit nach Gallertzellen in der Septallamelle. Doch legen die Autoren selber keinen besonderen Wert auf ihre Beobachtung und sprechen nur ihre feste Überzeugung aus, daß das wirkliche Nervensystem der Alcyonaria sowohl, als auch das der Actinien einmal entdeckt werden wird.

HERDMANN (1883) macht nur sehr kurze Angaben über das Nervensystem. Er beschreibt in dem Entoderm der Septen (vielleicht bezieht sich aber seine Beschreibung auch auf das Entoderm des Mauerblattes) sternartige, dreieckige oder polygonale Zellen, welche in feine, zuweilen miteinander anastomosierende Fasern ausgezogen sind. Diese Zellen, welche er für nervös hält, sind ohne Zweifel die Gallertzellen, wie sie z. B. auf meiner Fig. 7, Taf. XXIX, *glz*, in der Gallerte der Septallamelle zu sehen sind.

Von den späteren Forschern, welche *Octocorallia* studierten, beschäftigen sich nur KOROTNEFF (1887), HICKSON (1895), ASHWORTH (1899), BUJOR (1901) und PRATT (1902) eingehender mit der Histologie und speziell mit der Frage nach dem Nervensystem der achtstrahligen Korallen. KOROTNEFF (1887) gibt die ausführliche Beschreibung eines Nervensystems bei *Veretillum*. Am »Kelche« (Peristom) sollen multipolare und bipolare Ganglienzellen und spindelförmige sensitive Zellen vorkommen, von welchen feine Fortsätze ausgehen, die die Muskelschicht quer durchdringen. Auch in der Gallerte hat er nervöse Zellen gefunden, und zwar solche mit einer specifischen Funktion. Er sagt hierüber: »Unter der Muskelschicht, direkt auf der Stützlamelle, kommen noch Nervenelemente vor, die in einer Vereinigung mit den Nerven des Subepithels stehen. In dieser Weise bildet das Nervensystem des Kelches ein Netz, welches das ganze Ectoderm durchdringt und die Muskelschicht umflicht. Die Nervenelemente, die unter den Muskeln und auf der Stützlamelle vorkommen, haben eine besondere, ganz specifische Funktion. Kaum kann man eine Nervenzelle finden, an deren

Digitized by Google

Seite nicht zwei große saftige, platte und ausgezogene Zellen vorkommen; diese Zellen haben einen deutlichen Kern und sind grobkörnig; sie umgeben, wie gesagt, nicht nur das Nervenelement selbst, sondern begleiten eine Strecke lang seine Ausläufer, die Nerven der Zelle. Wo diese grobkörnigen Zellen vorkommen, leuchtet das Tier, und wo sie nicht vorhanden sind (so am Körper der Kolonie selbst), da ist keine Phosphorescenz zu bemerken. Wir müssen also annehmen, daß die großen, nervenbegleitenden Zellen der Beleuchtung dienen, es sind also Leuchtzellen.« Die Struktur der Tentakel soll, wie »am Kelche« sein. In den Septen verlaufen zwischen den Muskelfasern auch spindelförmige Nervenzellen und Leuchtzellen sollen hier gleichfalls vorkommen.

Es gelang mir nun in der Tat, auf der Mundscheibe und auf den Tentakeln Ganglien- und Sinneszellen, ebenso Ganglienzellen zwischen den Muskelfasern der Septen zu finden, obschon ich nicht behaupten kann, daß die Fortsätze der Nervenzellen »die Muskelschicht quer durchdringen«. Doch habe ich keine Sicherheit, daß KOROTNEFF und ich dieselben Elemente gesehen haben. In der Gallerte konnte ich keine Nervenzellen finden, weder bei *Alcyonium* noch bei *Veretillum*; infolgedessen konnte ich mir kein bestimmtes Urteil bilden über die verwickelten Verhältnisse, welche KOROTNEFF zwischen den Nervenzellen der Gallerte und den sog. Leuchtzellen beschreibt.

Das Mauerblatt soll nach KOROTNEFF »viel primitiver« gebaut sein. »Hier ist nur das Ectoderm muskulös, es besitzt eine Schicht von Querfasern.« Diese Angaben sind jedoch unzutreffend, das Ectoderm des Mauerblattes ist nicht muskulös, und die Querfasern, welche nach KOROTNEFF hier existieren sollen, gehören in Wirklichkeit zum Entoderm.

In dieser Arbeit begegnen wir also, neben der Beschreibung außerordentlich feiner histologischer Verhältnisse, wie z. B. der Beziehungen der »Nervenzellen« der Gallerte zu den Nervenzellen des Epithels, oder der ersteren zu den Leuchtzellen, unrichtigen Angaben über verhältnismäßig gröbere Verhältnisse, wie die eben erwähnten über die Muskulatur des Mauerblattes. Es ist daher recht schwer zu beurteilen, inwieweit KOROTNEFFS Angaben über das Nervensystem überhaupt der Wirklichkeit entsprechen; dies wird aber noch schwieriger, weil die kurzen und nicht ganz klaren Beschreibungen von keinerlei Abbildungen begleitet sind.

HICKSON (1895) hat die Histologie von *Alcyonium digitatum* eingehender untersucht. Er glaubt Nervenzellen an folgenden Stellen

gefunden zu haben: 1) auf den Tentakeln, 2) im Entoderm der Polypenteile, welche in der Masse der Kolonie liegen (»coelenteric tubes«) und 3) in der Gallerte (»mesogloea«) des Cönosarks. Von der ersten Fundstelle sagt er folgendes: »In longitudinal sections of the tentacles a number of minute cells may be seen lying between the epithelium and the layer of muscular fibres. These cells are spindle-shaped, triangular or star-shaped, and are continuous with a fine plexus of fibrils some of which have a beaded appearance.« Diesen Komplex von Zellen hält er für homolog der Nervenschicht von Hertwig. In seiner Arbeit finden wir auch eine, allerdings sehr schematische Abbildung von einem solchen Längsschnitt durch den Tentakel mit dem Nervenplexus. Wir werden weiter unten sehen, daß in der Tat auf den Tentakeln, über den Längsmuskeln, sich ein reicher Nervenplexus ausbreitet, welcher mit dem von Hickson beschriebenen wohl identisch ist.

Einen ähnlichen Nervenplexus hat Hickson im Entoderm gefunden, welches die Polypenteile auskleidet, die in der Masse der Kolonie liegen. Hier konnte ich keinen Nervenplexus finden, und da auch die Abbildung Hicksons sehr schematisch und wenig deutlich ist, erscheint mir diese Fundstelle überhaupt zweifelhaft.

Noch zweifelhafter ist aber die dritte Fundstelle, die Gallerte. Nach Hickson sollen in der letzteren dreierlei Zellelemente auftreten, nämlich 1) »the endoderm cells«, 2) »the solid cords of endoderm« und 3) »the isolated mesogloea cells«, und eben die letzteren hält er für nervös. Diese Nervenzellen bilden nach ihm ein Netz, indem ihre Fortsätze untereinander anastomosieren. Sie sollen aber auch mit den Nervenzellen des Entoderms und, wie Hickson es vermutet, auch mit denen des Ectoderms in Verbindung stehen, wodurch der Zusammenhang des ectodermalen Nervensystems mit dem entodermalen erzielt werde. Dies Nervensystem der Gallerte hat Hickson auf Schnitten beobachtet, welche durch die Masse der Kolonie geführt und mit dem Rasiermesser aus freier Hand gemacht waren. Auf den Mikrotomschnitten sollen die Nervenzellen nicht zu sehen sein. Vereinzelte Zellen treffen wir überall in der Gallerte, so dünn dieselbe auch an manchen Stellen sein mag, so z. B. in den Septen, im Schlundrohr und im Mauerblatt. Ich bezweifle aber, daß diese Gallertzellen nervös sind; jedenfalls weichen sie von den typischen Nervenzellen von *Alcyonium* in ihrem Aussehen und in ihrer Größe sehr stark ab. Den Umstand, daß Hickson diesen bedeutenden Unterschied in der Größe beider Zellarten keine genügende Aufmerksamkeit geschenkt hat, kann ich nur dadurch erklären, daß er die Gallerte mit schwacher Vergrößerung

untersuchte, oder dadurch, daß er auch für die Nervenzellen der Tentakel nicht die wahren, außerordentlich kleinen Ganglienzellen, sondern ganz andre Zellen gehalten hat.

Endlich hat HICKSON im Ectoderm, welches die Masse der Kolonie bedeckt, interstitielle Zellen gefunden, und hält es für nicht ausgeschlossen, daß sie Ganglienzellen sein könnten. Diese »regularly starshaped cells« können aber keine Ganglienzellen sein. Im Ectoderm des Mauerblattes habe ich bipolare und multipolare mit sehr langen, sich verzweigenden Fortsätzen versehene Zellen gefunden, die schon eher Ganglienzellen entsprechen; im Ectoderm, welches den Stamm der Kolonie bedeckt, konnte ich aber weder diese, noch irgendwelche andre, den Nervenzellen ähnliche Zellformen finden.

HICKSON hat den Versuch gemacht, eingehender als die übrigen Forscher, die feineren histologischen Verhältnisse der *Octocorallia* in ihrer Allgemeinheit zu untersuchen. Da ich bei meinen Untersuchungen ebenfalls die allgemeine Histologie begreiflicherweise berühren mußte, werde ich deshalb an dieser Stelle die Arbeit von HICKSON etwas eingehender besprechen und einige seiner unzutreffenden Angaben korrigieren. So beschreibt er die Ectodermzellen des Mauerblatts als cylindrische oder spindelförmige Zellen. In Wirklichkeit aber, wie wir weiter unten sehen werden, haben diese Zellen eine ganz eigentümliche und für *Alcyonium* sehr charakteristische Form, nämlich die einer breiten polygonalen Platte, die mit einem Fuße, einem Tische ähnlich, auf der Gallerte aufsitzt. Die Mundscheibe soll nach HICKSON von einem Ectoderm bedeckt sein, welches dem Ectoderm des Cönosarks ähnlich ist. Ich habe gefunden, daß die Ectodermzellen des Cönosarks eher eine Cylinderform haben, die der Mundscheibe dagegen die oben erwähnte, ganz abweichende Form besitzen und vollkommen denen der Tentakel ähneln. Das Ectoderm der Mundscheibe zeigt überhaupt ganz dieselben Bauverhältnisse wie das der Tentakel und ist auch ebenso reich an Nervenzellen. Von dem Nervenplexus der Mundscheibe erwähnt aber HICKSON nichts.

Irrtümlicherweise glaubt HICKSON, daß das Ectoderm der Mundscheibe eine circuläre Muskulatur besitzt. In der Wirklichkeit gehören die circulären Muskelfasern der Mundscheibe dem Entoderm an; das Ectoderm aber besitzt dieselben Längsmuskeln wie die Tentakel.

Endlich hat HICKSON den Verlauf der Muskeln auf den Tentakeln so dargestellt, daß die Längsmuskeln der einen Seite eines Tentakels auf die Mundscheibe herabsteigen, auf dieser an der Basis der beiden folgenden Tentakel vorbeilaufen und erst an dem dritten Tentakel

wieder heraufsteigen. Nach HICKSON sollen also zwei Tentakel, die durch zwei dazwischen stehende getrennt sind, von einem gemeinsamen Muskelfaserzug in Tätigkeit gesetzt werden. In Wirklichkeit aber endigen alle Längsmuskeln, welche von den Tentakeln auf die Mundscheibe herabsteigen, längs der Ansatzlinien der Septen an der Mundscheibe, ohne auf andre Tentakel überzugehen und ohne dabei die Mundscheibe quer zu durchziehen.

Das Schlundrohr hat HICKSON im allgemeinen richtig beschrieben, ohne jedoch die Nervenfaserschicht zu erwähnen, welche in dessen Ectoderm stark entwickelt ist.

Nach J. H. ASHWORTH (1899) soll in der Gallerte der Polypen von *Xenia hicksoni* ein Netzwerk von Nervenzellen sich ausbreiten; außerdem hat er Nervenzellen in den tieferen Schichten des Ectoderms und unter den Muskelfasern des Entoderms gefunden, wobei das ectodermale Nervensystem mit jenem des Entoderms durch die Nervenzellen der Gallerte in Verbindung stehen soll.

Es war mir nicht möglich, aus ASHWORTHS Beschreibung (S. 277) festzustellen, welche Zellen er bei dieser Schilderung im Sinne hat; entweder die spindelförmigen Zellen, welche ich auf dem Mauerblatte (s. Abschnitt über Mauerblatt) fand und von welchen ich nicht sicher weiß, ob sie wirkliche Nervenzellen sind, da sie von den typischen, von mir in den andern Körperregionen gefundenen, abweichen, oder ob er die Zellen meint, welche überall in der Gallerte zerstreut sind und deren nervöse Natur sehr zweifelhaft erscheint.

Nach ASHWORTH sollen Ectoderm und Entoderm außer durch die Nervenzellen auch noch durch Zellen in Verbindung stehen, welche mit ihrem breiten, den Kern enthaltenden Ende im Ectoderm liegen und demnach ectodermaler Natur sein sollen. Diese Angaben müssen auf einem Irrtum beruhen, der daher rührt, daß ASHWORTH schiefe Schnitte durch das Ectoderm beschreibt. Auf solchen Schnitten erscheint das Ectoderm mehrschichtig und es kann dabei sehr oft aussehen, als ob einzelne Zellen mit ihren Fortsätzen, welche scheinbar in den tieferen Schichten des anscheinend mehrschichtigen Epithels liegen, sich in die Gallerte erstrecken; aus diesem Verhalten aber wird leicht der falsche Schluß gezogen, daß Fortsätze solcher Zellen in die Gallerte hineingehen und durch sie das Entoderm erreichen, was bei der Dünnheit der Gallertschicht leicht so scheinen kann. Daß es sich so verhält beweisen mir die Abbildungen von ASHWORTH. Auf seiner Fig. 17 ist z. B. eine solche, Ectoderm und Entoderm verbindende Zelle abgebildet. Diese Zelle ist aber eine Epithelzelle von sehr typischer tisch- oder schirm-

Digitized by Google

ähnlicher Form und fußähnlichem Fortsatz. Schon diese charakteristische Form der Zelle, welche eine deckende Fläche des Epithels zu bilden bestimmt ist, und welche mitten in der Gallertmasse recht fremdartig erscheinen würde, zeigt, daß es sich nicht um eine Gallertzelle handelt, und daß sie demnach auch der Verbindung beider Epithelien nicht dienen kann.

Hinsichtlich der entodermalen Nervenzellen halte ich es aber für unzweifelhaft, daß Ashworth die eigentlichen Gallertzellen für solche erklärt hat. Dies geht deutlich daraus hervor, daß diese vermeintlichen entodermalen »sternartigen« Nervenzellen in der Gallerte, und zwar außerhalb der entodermalen Muskelfasern (»immediately outside the endodermic muscle-fibres«, d. h. gegen das Ectoderm) liegen sollen. Diese Gallertzellen aber, deren nervöse Natur überhaupt fraglich ist (s. Abschnitt über Gallertzellen) können jedenfalls nicht als entodermales Nervensystem betrachtet werden, da sie in der Gallerte, wenn auch nahe der entodermalen Fläche liegen; zumal ich typische entodermale Ganglienzellen gefunden habe, die auch in der Tat im entodermalen Epithel liegen.

Von den typischen, unzweifelhaften Ganglienzellen des Ectoderms und Entoderms, sowie von dem reichen Nervenplexus der Mundscheibe, des Schlundrohrs und der Tentakel, d. h. von dem unzweideutigen Nervensystem, finden wir bei Ashworth nichts.

In neuerer Zeit hat Bujor (1901) eine vorläufige Mitteilung über Untersuchungen an *Veretillum cynomorium* veröffentlicht. Nach dieser sehr kurzen Mitteilung soll die Mundscheibe (»le disque buccal«) sehr reich sein an Sinnes-, Ganglien- und Epithelmuskelzellen. Man findet in dieser Arbeit auch Abbildungen von drei Nervenzellen, einer Sinneszelle und zwei Ganglienzellen. Leider sind aber diese Angaben zu kurz, um einigermaßen überzeugend zu sein. Die Nervenschicht der Tentakel und des Schlundrohres wird in dieser Mitteilung nicht erwähnt.

Krukenberg (1887) endlich gab eine Beschreibung des Nervensystems von *Xenia* auf Grund physiologischer Experimente. Indem er verschiedene Stellen des Polypenkörpers reizte und den Polypen so zu verschiedenartigen Kontraktionen zwang, kam er zum Schluß, daß die Tentakel in ihrer ganzen Ausdehnung nervös sein müssen, und daß das Peristom sowie der Kelch (d. h. das Mauerblatt) ebenfalls nervös sind; wobei das Peristom leichter reagiert und demnach reicher an Ganglienzellen sein müsse als der Kelch. Das Peristom wird von ihm überhaupt als eine Art Centralorgan des Nervensystems angesehen. »Bei stärkeren Reizungen eines Tentakels kommt es an normalen

Polypen, bevor der Kelch sich zusammenzieht, allemal erst zu Kontraktionen nicht direkt gereizter Tentakel. Während sich aber an den Tentakeln die Kontraktionen von unten nach oben hin fortsetzen, ist der Verlauf derselben am Kelche von oben nach unten gerichtet. Dieser Umstand lehrt, daß die Kontraktionen beider Teile vornehmlich von den Ganglienanhäufungen des Peristoms ausgelöst werden....«

Meine histologischen Untersuchungen bestätigen diese Befunde insofern, als ich auf den Tentakeln und der Mundscheibe in der Tat einen reichen Nervenplexus gefunden habe; und zwar zeigen meine Untersuchungen, daß derselbe im ectodermalen Epithel sich befindet. Daß das Mauerblatt jedenfalls viel ärmer an Nervenzellen ist, lehren die histologischen Befunde gleichfalls. Meine Untersuchungen haben aber außerdem gezeigt, daß auch der obere Teil des Schlundrohres eine sehr reiche Nervenfaserschicht besitzt, welche also einen ansehnlichen Teil des gesamten Nervensystems des Polypen darstellt.

III. Ectoderm.

A. Tentakel.

Form der Tentakel. Orale und aborale Fläche. Die histologische Beschreibung der *Alcyonaria* beginne ich mit den Tentakeln. Dieselben haben bei den Alcyonarien bekanntlich die Form von nicht sehr langen Schläuchen mit nahezu kreisrundem Querschnitte, welche an ihren Seiten je eine Reihe hohler Fortsätze — Fiederchen (Pinnulae) — tragen. Auf dem Tentakelquerschnitt (Fig. 6, Taf. XXIX) können wir eine orale (*Or*) und eine aborale Fläche (*Abr*) unterscheiden. Als orale bezeichne ich die Fläche, welche an den horizontal ausgebreiteten Tentakeln des aufrecht stehenden Polypen nach oben, bei den aufwärts stehenden Tentakeln gegen den Mund gerichtet ist, und welche zwischen den beiden Reihen der Tentakelfiederchen sich ausbreitet (Fig. 6 *Or*, Taf. XXIX). Die aborale Fläche nimmt den übrigen Teil des Tentakelquerschnitts ein. Die orale Fläche unterscheidet sich in morphologisch-histologischer Hinsicht von der aboralen hauptsächlich dadurch, daß die Längsmuskulatur und das Nervensystem an ihr viel stärker entwickelt sind. Zur Orientierung über die allgemeinen histologischen Verhältnisse soll uns die orale Fläche dienen, und zwar sowohl Schnitte als auch Macerationspräparate derselben.

Orale Fläche. Bau des Ectoderms. Auf einem medianen Längsschnitt eines Tentakels erscheint das die orale Fläche bedeckende

Ectoderm so, wie es Fig. 3, Taf. XXIX zeigt. Das Epithel ist von der Stützlamelle (welche an den ausgestreckten Tentakeln sehr oft kaum zu sehen ist) etwas abgehoben und gelockert, indem einige Elemente bei der Fixation und der dabei stattgefundenen krampfhaften Kontraktion des Tieres aus ihm herausgefallen sind (hauptsächlich Nesselzellen), wodurch das Studium des Epithelbaues erleichtert wird.

Deckzellen. In dem Ectoderm eines solchen Schnittes bemerken wir zunächst eigenartige Zellen (*d*), welche die eigentliche deckende Oberfläche des Epithels bilden. Da derartige Deckzellen der ganzen Ectodermfläche des Polypen (ausgenommen das Schlundrohr) eigen sind, so gebe ich gleich an dieser Stelle eine für die Tentakel, die Mundscheibe und das Mauerblatt allgemein gültige Beschreibung dieser Zellen.

Ihre Gestalt können wir besser verstehen, wenn wir auch Macerationspräparate zu Hilfe nehmen (Fig. 1 d_1, d_2, d_3, Taf. XXIX). Die Deckzellen (Fig. 1 d_1, stellt eine solche von unten gesehen dar) sind sehr dünne und breite Lamellen von polygonalem Umriß, welche mittels eines kurzen wurzelartigen Fußes auf der Gallertschicht (Stützlamelle) befestigt sind. Der fußähnliche Fortsatz entspringt nicht ganz in der Mitte der Zelle, sondern einem Rande näher. Fig. 1 zeigt andre solche Zellen von der Seite (d_2, d_3). Da ihre Decklamelle sehr oft gekrümmt ist, erscheinen die Zellen häufig einem Schirme ähnlich (Fig. 2, 4, Taf. XXIX, Fig. 3, 9, Taf. XXX). Unter diesen schirmähnlichen Decklamellen liegen alle andern Ectodermelemente verborgen und geschützt; in erster Linie die Nesselzellen, welche sehr oft unmittelbar von innen der Decklamelle anliegen (Fig. 3, *d*, Taf. XXX). Die fraglichen Zellen erscheinen demnach als höchst spezialisierte Deckzellen, welchen, außer der deckenden und schützenden, kaum eine weitere Funktion zukommt. Ihr Protoplasma ist alveolär vacuolisiert (Fig. 1 d_1, Taf. XXIX); die größeren Vacuolen nehmen die äußerste Protoplasmaschicht ein, wie man es auf Profilbildern und auf Schnitten sehen kann (Fig. 3 *d*, Taf. XXX). Der Kern ist kugelig; in den Zellen des Mauerblattes konnte ich auf einigen Präparaten in ihm deutliche wabige Struktur wahrnehmen. Bei Doppelfärbung mit Bleu de Lyon und Boraxkarmin (Kernfärbung) erscheint das Centrum des Kernes blau gefärbt in der Form eines runden Fleckes. Die Wurzelfortsätze der Deckzellen haben ein verschiedenes Aussehen (Fig. 1 d_1, d_2, d_3, Taf. XXIX); die Zelle d_3 ist wohl eine, die sich beim Macerieren besonders gut erhalten hat, wie aus ihren feinen und verzweigten Wurzeln hervorgeht, welche aufs innigste mit

der Gallerte verwachsen zu sein scheinen und in ihrem Aussehen kaum von der letzteren sich unterscheiden.

Nesselzellen. Das Ectoderm der Tentakel ist vollgepfropft von Nesselzellen (Fig. 3, 4, 6, Taf. XXIX). Diese sind oval, mit einer Längsachse von 8 μ. Man kann eine äußere, den Zellkonturen entsprechende, und eine innere Kapsel unterscheiden; die letztere enthält die Spiralwindungen des Nesselfadens (Fig. 1, 3, 4, Taf. XXIX *n*). Wenn der Nesselfaden herausgeschleudert ist, sieht man besonders deutlich die innere Kapsel (Fig. 1 n_1, 4, Taf. XXIX) als wirklich selbständige Kapsel, deren Wand die Windungen des Nesselfadens also dicht anliegen. Ebensogut ist sie auf Querschnitten durch die Nesselzelle zu sehen, welche man auf Schnitten sehr oft trifft (Fig. 4, bei *s*, Taf. XXIX; Fig. 3 *n*, Taf. XXX). Der Kern der Nesselzelle nimmt entweder die Mitte ihrer Länge ein, oder liegt einem Pole näher und stellt eine sehr dünne Scheibe dar, welche der äußeren Kapsel meist dicht anliegt, und, dem Querschnitt der Zelle entsprechend, gebogen erscheint (Fig. 3, Taf. XXX; Fig. 1 *n*, Taf. XXIX).

Einige Nesselzellen erreichen die Epitheloberfläche (Fig. 3, Taf. XXIX); die Hauptmenge aber liegt in der Tiefe des Epithels (wie auf der Fig. 3, Taf. XXX). Sie scheinen kein Cnidocil zu haben. Zwar bemerkt man bei einigen einen kurzen Fortsatz, welchen man für ein Cnidocil halten könnte (linke Zelle in der Zellgruppe *n*, Fig. 1, Taf. XXIX), doch finden sich erstens solche Fortsätze nicht bei allen, und zweitens entspringen sie meist nicht von einem Pole der Zelle, sondern von der Mitte der Nesselkapsel, und zwar bald von der Stelle, wo der Kern liegt, bald von ihm entfernt. Ich bin daher der Ansicht, daß die Nesselzellen von *Alcyonium* des Cnidocils entbehren.

Zwischen den beschriebenen Nesselzellen treffen wir etwas abweichende (Fig. 1 n_2, Taf. XXIX), bei welchen die Kapsel schmäler und meist gekrümmt ist und keinen Nesselfaden erkennen läßt. Möglicherweise sind es junge, nicht vollkommen ausgebildete Nesselzellen der ersten Art.

Drüsenzellen. Auf den Schnitten, welche mit Boraxkarmin und Bleu de Lyon gefärbt waren, traten einige Zellen des Tentakelectoderms durch ihre Färbung hervor, indem ihr Plasma nicht von Bleu de Lyon, wie bei allen andern Zellen, sondern von Boraxkarmin gefärbt war. Es sind die Epitheloberfläche erreichende Zellen, von manchmal flaschenähnlicher Form (Fig. 3 *dr*, Taf. XXIX). Ihre wahre Gestalt ist nicht

Digitized by Google

leicht festzustellen, weil sie sich auch bei der Maceration schlecht erhalten. Der runde Kern liegt im proximalen Teil der Zelle. Das Plasma hat ein grobmaschiges, schaumähnliches Aussehen (Fig. 3 *dr*, Taf. XXIX; Fig. 3 *dr*, Taf. XXX). Es gelang mir nicht, festzustellen, wie das proximale Ende der Zelle beschaffen ist, vielleicht ist es in einen sich wurzelartig verzweigenden Faden ausgezogen (Fig. 3 dr_2, Taf. XXIX).

Aus dem Verhalten des Plasmas dieser Zellen zu Boraxkarmin und wegen der grobmaschigen Struktur ihres Zellinhalts, schließe ich, daß es Drüsenzellen irgendwelcher Art sein müssen. Wie wir weiter unten sehen werden, finden sich ähnliche Zellen auch auf der Mundscheibe und im Schlundrohr.

Muskelzellen. Der Stützlamelle anliegend, verlaufen im Ectoderm die Muskelzellen (Fig. 3 *m*, Taf. XXIX), welche die Längsmuskulatur der Tentakel bilden. Dieselbe ist, wie schon oben bemerkt wurde, besonders stark an der oralen Fläche entwickelt (Fig. 6 *m*, Taf. XXIX). Auf Längsschnitten erscheinen die Muskelzellen als stark lichtbrechende Fasern mit einem länglichen Kern. Besser und zahlreicher sind sie auf Schnitten zu beobachten, welche das orale Tentakelectoderm in der Fläche getroffen haben (Fig. 4, 5, Taf. XXIX). Die durch Maceration isolierten Muskelzellen (Fig. 1 m_1, m_2, m_3) sind recht lang, erreichen die Länge von 360 μ und darüber, bei meist unansehnlicher Breite. Die contractile Substanz der Faser ist stark lichtbrechend und vom Protoplasma immer scharf abgesetzt. Der rundliche oder ovale Kern ist entweder nur von einer geringen Menge von Protoplasma umgeben (Fig. 1 m_1, Taf. XXIX), oder dieser Protoplasmaleib der Zelle ist so hoch, daß er die Epitheloberfläche erreicht (Fig. 1 m_1, m_2, Taf. XXIX). Im letzteren Falle handelt es sich also um eine richtige Epithelmuskelzelle. Solche Epithelmuskelzellen kommen hauptsächlich den Tentakelfiederchen zu, wogegen die erstbeschriebenen spindelförmigen Muskelzellen der Tentakelachse eigen sind.

Nervenfaserschicht. Auf dem medianen Längsschnitt des Tentakels, wie ihn Fig. 3, Taf. XXIX zeigt, sieht man über den Muskelfasern bei sehr aufmerksamer Betrachtung auf günstigen und gut konservierten Präparaten äußerst feine Fasern. Auf solchen Schnitten können sie jedoch meist nur bei sehr scharfem Zusehen entdeckt werden, wobei über ihre Natur noch Zweifel bleiben können. Je mehr aber das Ectoderm der oralen Tentakelwand in der Fläche getroffen wird, um so

Digitized by Google

besser treten sie hervor. Einen solchen Flächenschnitt stellt Fig. 5, Taf. XXIX dar. Wir sehen hier längs und parallel verlaufende, verhältnismäßig dicke Muskelfasern und darüber noch ein Geflecht feinster Fasern.

Ein solches Fasergeflecht sehen wir auch auf Fig. 4, Taf. XXIX. Dieselbe stellt einen kleinen Teil eines Schnittes dar, welcher eine Seite der Tentakelbasis in der Fläche getroffen hat.

Auch auf Querschnitten durch den Tentakel kann man Fasern im Epithel konstatieren; auf besonders günstigen Präparaten fallen sie sogar schon bei ziemlich schwacher Vergrößerung auf, und zwar immer auf der oralen Fläche zwischen den beiden Längsreihen der Tentakelfiederchen, über den Längsmuskelfasern im gelockerten Ectoderm. Auf Fig. 6, Taf. XXIX ist ein solcher Querschnitt halbschematisch abgebildet. Auf der oralen Tentakelfläche, zwischen den beiden längsgetroffenen Tentakelfiederchen (*p*), d. h. in der Region, von welcher auch der Längsschnitt Fig. 3, Taf. XXIX stammt, sieht man eine dicke Schicht quergeschnittener Muskelfasern (*m*) und darüber eine sehr dünne Lage sehr feiner Fasern (*nf*). Wenn die orale Tentakelwand beim Abtöten des Polypen durch die Kontraktion der Muskelfasern stark zusammengezogen ist, wobei die Muskelfaserquerschnitte zu einer dicken Lage übereinander gedrängt werden, wodurch das Ectoderm abgehoben und gelockert wird (Fig. 6, Taf. XXIX), so tritt diese Faserschicht am deutlichsten hervor. Die Fasern sind durch ihre außerordentliche Feinheit von den verhältnismäßig dicken Muskelfasern leicht zu unterscheiden. Fig. 6, welche sonst die Tentakelhistologie halbschematisch darstellt, gibt die Verhältnisse der Muskelzellen zu den feinen Nervenfasern ganz treu wieder.

Die Muskelfasern färben sich intensiv mit Bleu de Lyon; die feinen Nervenfasern dagegen werden wenig gefärbt und nur beim Fixieren mit Osmiumsäure etwas geschwärzt. Auf einigen solchen Querschnitten, welche mit triphenylrosanilintrisulfosaurem Natron gefärbt waren, konnte man beide Faserarten besonders scharf unterscheiden, indem die Muskelfasern tiefblau gefärbt waren, die darüber ausgebreiteten von der Osmiumsäure geschwärzten Nervenfasern, sowie das ganze Epithel, dagegen gar nicht.

Die beschriebenen feinen Fasern gehören zum Nervensystem des Polypen. Die Beweise hierfür liefert das Studium der Macerationspräparate. Wenn man einzelne Tentakel mit HERTWIGscher Macerationsflüssigkeit behandelt und dann einige Tentakelstückchen auf dem

Digitized by Google

Objektträger zerzupft, erhält man leicht durch leises Klopfen auf das Deckgläschen einzelne Ectodermzellen vollkommen isoliert. Auf solchen Präparaten finden wir zwischen den zum Teil schon beschriebenen Ectodermzellen des Tentakels eine große Menge der feinen Fasern, die wir auf Schnitten als eine Faserschicht, bzw. als ein dichtes Geflecht (auf Flächenschnitten) beobachteten. Auf Tentakelstücken, die noch wenig maceriert sind, von welchen aber das ectodermale Epithel abgefallen ist, kann man über den noch zusammenhängenden Muskelbündeln gelegentlich das dichte Fasergeflecht wahrnehmen. Ein solches, etwas weniger dichtes Geflecht, in welchem dagegen die einzelnen Fäserchen besser zu unterscheiden sind, ist auf der rechten Seite der Fig. 1, Taf. XXIX *np*, über den unteren Enden der Muskelfasern abgebildet. Diese Befunde bestätigen das, was wir auf Schnitten schon gesehen haben. Die Fäserchen sind außerordentlich fein, können jedoch eine sehr beträchtliche Länge erreichen und sind, wie es für Nervenfasern typisch ist, mit Varicositäten versehen.

Ganglienzellen. Zwischen den ectodermalen Zellen und im Fasergeflecht konnte ich bei aufmerksamem Suchen zahlreiche und sehr charakteristische Ganglienzellen finden. Die beschriebenen Fasergeflechte sind jedenfalls zum großen Teil aus Fortsätzen solcher Ganglienzellen hervorgegangen. Die letzteren sind klein und bei nicht genügend aufmerksamer Beobachtung leicht zu übersehen. Wenn man aber einmal auf sie aufmerksam geworden ist und fleißig danach sucht, sind sie auf Macerationspräparaten in beliebiger Menge und gut isoliert zu finden. Aus der großen Zahl der von mir beobachteten und zum Teil abgebildeten Ganglienzellen, sind einige auf Fig. 1, Taf. XXIX (g_1—g_6) mit Hilfe des Zeichenapparates wiedergegeben (Objektiv 2 mm, Ocul. 6, Zeiss).

Die Ganglienzellen von *Alcyonium* sind multipolar. Ihre Fortsätze sind außerordentlich fein und sehr lang; ich habe eine bipolare Ganglienzelle beobachtet, deren beide Fortsätze die Gesamtlänge von 600 μ, deren spindelförmiger Zellkörper aber die Länge von nur 3 μ hatte. Wegen ihrer Zartheit müssen die Fortsätze beim Zerklopfen des Epithels und dem Auseinanderweichen der Zellen jedenfalls leicht abgerissen werden und daher tatsächlich noch viel beträchtlichere Länge erreichen. Die Fortsätze sind reich verzweigt und mit Varicositäten versehen (Fig. 1, g_1, g_2, g_{5-6}, Taf. XXIX). Der Kern der Ganglienzellen ist rund und nimmt fast den ganzen Zellenleib ein. Man findet auf Macerationspräparaten auch bipolare Ganglienzellen (g_3, g_4, Fig. 1), und ich hielt

zuerst diese Form typisch für *Alcyonium*. Als es mir jedoch glückte, die Zellen unter dem Deckgläschen zu bewegen und auf diese Weise umzudrehen (was man in Glyzerinpräparaten sehr leicht erreichen kann), vermochte ich mich gewöhnlich zu überzeugen, daß sie nur scheinbar bipolar und spindelförmig waren, in Wirklichkeit aber meist mehr als zwei Fortsätze besaßen.

Es kann keinem Zweifel unterliegen, daß es in der Tat Ganglienzellen sind; die Beweise hierfür kann ich folgendermaßen zusammenfassen:

1) Diese Zellen haben die für Ganglienzellen typische Form: einen kleinen Zellleib und sehr lange und äußerst feine, sich verzweigende und varicöse Fortsätze; die Feinheit der Fortsätze und besonders ihrer Verzweigungen erreicht manchmal fast die Grenze der Sichtbarkeit.

2) Sie ähneln vollkommen den Ganglienzellen, welche bei den übrigen Cölenteraten beschrieben wurden, z. B. von den Brüdern HERTWIG für Actinien und Medusen. Ich habe ganz ähnliche Ganglienzellen bei den niederen Scyphomedusen (Lucernariden) beobachtet. Die nervöse Natur solcher Zellen ist für einige Cölenteraten auf physiologischem Wege bewiesen, indem die Medusen und Actinien z. B. auf Reizung solcher Stellen ihres Körpers reagieren, wo solche Zellen vorkommen, dagegen unempfindlich oder wenig empfindlich sind an Stellen, wo sie fehlen oder in geringer Zahl vorhanden sind.

3) Mit Hilfe der Maceration gelang es mir, alle Zellarten des ectodermalen und entodermalen Epithels zu isolieren und genau zu beobachten, wonach ich behaupten kann, daß es keine anderen Zellen gibt, außer diesen, welche man für Ganglienzellen halten könnte; alle andern Zellen, welche in beiden Epithelien vorkommen, haben nicht die geringste Ähnlichkeit mit Ganglienzellen.

4) Ebensowenig findet man Nervenzellen in der Gallerte; die Zellen, welche hier vorkommen und welche weiter unten beschrieben werden, sind zwar auch verästelt, sind aber in ihrer sonstigen Beschaffenheit und ihrer Lage von den typischen Ganglienzellen so verschieden, daß es überhaupt äußerst zweifelhaft erscheint, ob sie irgendwelche Beziehungen zum Nervensystem haben.

5) Die beschriebenen Ganglienzellen von *Alcyonium* zeigen die innigsten Beziehungen zur Muskulatur der Polypen, wie es für die Tentakel schon auf Macerationspräparaten und Schnitten nachgewiesen wurde und für andre Körperteile noch weiter unten gezeigt wird.

6) Die in Rede stehenden Ganglienzellen findet man an denjenigen

Digitized by Google

Stellen des Polypenkörpers (Tentakel, Mundscheibe und Schlundrohr) besonders zahlreich, wo sie aus theoretischen Gründen von uns erwartet werden müssen, was weiter unten noch eingehender besprochen werden wird.

Nachdem ich die Ganglienzellen auf den Macerationspräparaten gefunden und mein Auge für ihre Form geschärft hatte, gelang es mir auch, sie auf Schnitten zu finden. Auf Fig. 3, Taf. XXIX sehen wir z. B. eine bipolar erscheinende Ganglienzelle über den Muskelfasern, deren Fortsätze eine Strecke weit zu verfolgen sind. Auf derselben Figur liegt weiter rechts noch eine andre ähnliche Zelle, und links, mitten in dem Nervengeflecht, eine dritte.

Sinneszellen. Das Studium der Schnitte läßt noch weitere Elemente des Nervensystems erkennen, nämlich die Sinneszellen. Bei sehr sorgfältigem Suchen und genauem Zusehen finden wir im Ectoderm Zellen (Fig. 3 s, s_1, Taf. XXIX), deren distales, sehr feines Ende aus dem Epithel etwas herausragt; der Körper solcher Zellen ist spindelförmig oder dreieckig, enthält einen runden Kern und läuft proximalwärts in feine Fasern aus, die aber auf Schnitten nur sehr unvollkommen in der Masse der übrigen Zellen zu verfolgen sind. Die Zellen sind sind sehr klein, und das äußerst feine distale Zellende ist nur mit stärksten Vergrößerungen und bei sehr scharfem Zusehen zu beobachten. Es gelang auch, solche Zellen auf der Mundscheibe zu finden (Fig. 9, Taf. XXX s).

Auf Macerationspräparaten sind sie nicht leicht nachzuweisen, und zwar deshalb, weil es schwer ist, sie von Ganglienzellen zu unterscheiden. Meistens ist man unsicher, ob wir eine Ganglienzelle mit einem abgerissenen Fortsatz vor uns haben oder eine echte Sinneszelle (z. B. Fig. 1 s, Taf. XXIX). Doch könnten die Zellen s_{1-4} auf Fig. 1, Taf. XXIX solche Sinneszellen sein. Die Zelle s_2 war noch in Verbindung mit einer Deckzelle, wodurch ihre epitheliale Lage bewiesen wird; ihr proximales faserartiges Ende verzweigte sich. In dem distalen Ende der Zelle s_4 konnte man zwei Teile unterscheiden: das eigentliche feine distale Zellende und ein darauf sitzendes, noch feineres Sinneshärchen; ob letzteres typisch ist, gelang mir wegen der Schwierigkeit der Beobachtung nicht festzustellen.

Beziehungen der Sinneszellen zu den Nesselzellen. Es fällt auf, daß solche Zellen mit einem feinen, aus dem Epithel herausragenden distalen Ende (oder Sinneszellen, wie ich sie nenne), auf

Digitized by Google

Schnitten meist in der Nachbarschaft von Nesselzellen gefunden werden, sie liegen den letzteren dicht an; ihr distales Ende läuft parallel den Konturen der Nesselzellen, und manchmal krümmt sich ihr Ende, aus dem Epithel heraustretend, über eine solche Nesselzelle (Fig. 3 s^1, Fig. 4 *s*, Taf. XXIX). Das habe ich sowohl auf den Tentakeln als auch auf der Mundscheibe beobachtet (Fig. 9 *s*, Taf. XXX). Aus diesem Grunde bin ich geneigt, auf innige Beziehungen beider Zellarten zueinander zu schließen. Doch welcher Art könnten diese Beziehungen sein? Die Nesselzellen haben kein Cnidocil, außerdem liegt der größte Teil der Nesselzellen in der Tiefe des Epithels; sie können also nicht selbständig äußere Reize percipieren. Die Reize, welche die Nesselkapsel zur Entladung veranlassen, dürften ihnen daher vermutlich durch die Sinneszellen zugeführt werden. Damit dies in vollkommenster Weise geschieht, muß es von Vorteil sein, wenn sich möglichst viele Nesselzellen um eine Sinneszelle gruppieren; in diesem Fall kann eine und dieselbe Sinneszelle mehrere Nesselzellen zugleich und auf kürzestem Wege innervieren, ohne daß die Fortsätze dabei übermäßig lang zu sein brauchten. In der Tat finden wir oft um eine Sinneszelle mehrere Nessel- und Drüsenzellen zu einer Gruppe vereinigt (Fig. 3 *s*, Taf. XXIX). Solch gruppenweises Vorkommen der Zellen ließe sich erklären durch die Annahme, daß die Sinneszellen mit ihren Fortsätzen sich mit andern Epithelzellen, in erster Linie mit Nesselzellen verbinden. Bei der Lockerung des Epithels während der Fixation, infolge der krampfhaften Kontraktion des Polypen, fallen viele Nesselzellen heraus, während gerade solche durch Nervenfortsätze der Sinneszellen zu einer Gruppe verbundene Zellen zurückbleiben. Daß wirklich solche Verbindungen zwischen den Sinneszellen und Nesselzellen existieren, konnte ich nicht sicher feststellen, wohl wegen der Kleinheit der Zellen und der außerordentlichen Zartheit ihrer Fortsätze. Es gelang mir nur, einige Nesselzellen auf Macerationspräparaten wie auf Schnitten zu beobachten, von welchen eine feine Faser abging, möglicherweise eine Nervenfaser; dieselbe entsprang in einigen Fällen von einem Pole, in andern seitlich von der Zelle. Bei einigen solchen Nesselzellen war zugleich der Nesselfaden herausgeschleudert (Fig. 1 n_1, Taf. XXIX), was sicher erwies, daß der beobachtete feine Fortsatz kein Nesselfaden war.

Die Kleinheit der histologischen Elemente, sowie sonstige Schwierigkeiten der Beobachtung erlaubten auch nicht festzustellen, wie die Ganglienzellen die Epithel- oder Muskelzellen innervieren. Wenn auch eine Verbindung der beschriebenen Nervenelemente mit Epithel-

Digitized by Google

zellen existiert, könnten sie bei der Zartheit der Fortsätze auf Macerationspräparaten kaum bestehen bleiben, besonders da man zum Auseinanderbringen der Zellen auf das Deckgläschen klopfen muß. Auf Fig. 1 g_2, Taf. XXIX ist eine Ganglienzelle abgebildet; ein Fortsatz derselben verzweigt sich, und von diesen Verzweigungen umsponnen liegt eine Nesselzelle; wir sehen daraus wenigstens, daß die Nesselzellen die beste Möglichkeit haben, von Ganglienzellen direkt innerviert zu werden. Eine andre Ganglienzelle (Fig. 1 g_3) hatte einen ziemlich kurzen Fortsatz, welcher auf dem Präparate über den Muskelfasern gelegen war und sich in mehrere Verzweigungen teilte, von denen vielleicht jede bestimmt ist, eine Muskelfaser zu innervieren.

Ich habe schon gezeigt, daß die Nervenfaserschicht besonders an den Stellen stark entwickelt ist, wo sich die Muskelfasern reichlich finden. Auf Flächenschnitten durch das orale Tentakelectoderm sehen wir weitere interessante Details (Fig. 5, Taf. XXIX); man kann nämlich außer den sich kreuzenden Nervenfasern, welche einen dichten Plexus über den Muskelfasern bilden (*np*), einzelne feine Fasern wahrnehmen, die den Muskelfasern parallel ziehen. Das tritt besonders gut hervor, wenn die Muskelfasern, infolge der Unebenheit der Tentakelfläche, nur von Strecke zu Strecke getroffen sind; wo die kontinuierliche Muskelfaserschicht auf diese Weise unterbrochen erscheint, sehen wir an ihrer Stelle äußerst feine, unter sich und den Muskelfasern parallel verlaufende Nervenfasern (*nf*). Es ist aber unmöglich festzustellen, ob sie über, zwischen oder unterhalb der Muskelfasern verlaufen. Offenbar haben diese Nervenfasern, bzw. die Ganglienzellen, zu welchen sie gehören, die Aufgabe, die Muskelzüge auf ihrer ganzen Länge zu begleiten.

Außer den bis jetzt beschriebenen Elementen des Epithels, d. h. Deck-, Nessel-, Drüsen-, Muskel-, Ganglien- und Sinneszellen, kommen in der Tiefe des Epithels noch große, in die Länge gezogene Zellen vor, die zuweilen mit kurzen Fortsätzen versehen sind (Fig. 3, Taf. XXIX, in der Mitte der Figur, unterhalb des Buchstaben *d*), und deren Funktion unsicher erscheint. Außer an den Tentakeln und Tentakelfiederchen finden sie sich regelmäßig auch an andern Körperteilen, der Mundscheibe und dem Mauerblatt. Schließlich finden sich in der Tiefe des Tentakelectoderms in großer Menge kleine Zellen, aus denen wohl die Nesselzellen hervorgehen (Fig. 1 *l*, Taf. XXIX).

Aborale Fläche der Tentakel. Wenden wir uns nun zum Studium der aboralen Tentakelfläche. Dieselbe ist von ähnlichen

Digitized by Google

Deckzellen bedeckt (Fig. 2 d_1, d_2, Taf. XXIX). Das Ectoderm ist etwas höher als auf der Oralseite und voll von Nesselzellen. Hier und da kann man auch Drüsenzellen beobachten. Außer den oben beschriebenen Nesselzellen kommen in der Medianlinie (Fig. 6 *Abr*, Taf. XXIX) noch größere Nesselzellen vor (Fig. 2 *N*, Taf. XXIX), die charakteristisch für das Mauerblatt sind und, von diesem ausgehend, der Medianlinie der aboralen Tentakelfläche folgend, in Form eines schmalen Streifens auf die Tentakel heraufsteigen. Die nähere Beschreibung dieser Nesselzellen folgt im Abschnitt über das Mauerblatt. Die Muskelfasern sind auf der aboralen Tentakelwand schwächer entwickelt; man findet hier nur einzelne, über die ganze Fläche gleichmäßig verteilte, weit voneinander entfernte Längsmuskelfasern. An der Tentakelbasis jedoch bleibt die Medianlinie der Aboralfläche frei von ihnen, da die Muskelfasern gegen die Tentakelbasis zu allmählich zu beiden Seiten der Medianlinie auseinander weichen (Fig. 6, Taf. XXIX).

Auch auf der aboralen Tentakelfläche konnte ich eine Sinneszelle vollkommen deutlich beobachten (Fig. 2 *s*, Taf. XXIX). Dieselbe hatte ein haarfeines, etwas gekrümmtes und aus dem Epithel herausragendes Distalende, einen spindelförmigen, den Kern enthaltenden Zellkörper und ein fein ausgezogenes, zwischen den Nesselzellen verstecktes proximales Ende. Sie fand sich fast in der Medianlinie und etwa in der Mitte des Tentakels.

Eine Nervenfaserschicht der Art, wie wir sie auf der oralen gesehen haben, ist im Ectoderm der Aboralfläche nicht vorhanden. Nur längs jeder Reihe der Tentakelfiederchen, und zwar in ihrer unmittelbaren Nähe, gelingt es, bei sorgfältigem Suchen im aboralen Ectoderm, wenn es auf einem Tentakellängsschnitt in der Fläche getroffen wird, zwischen den Nessel- und andern Epithelzellen Nervenfasern in geringer Menge nachzuweisen. (Wegen Platzmangel gebe ich keine besondere Abbildung dieser Stelle. Das Ectoderm hat hier etwa das Aussehen wie auf Fig. 8, Taf. XXX). Zwischen den Ansatzstellen der aufeinander folgenden Tentakelfiederchen einer Reihe konnte man sie auf solchen Schnitten ebenfalls wahrnehmen. Jedenfalls aber sind hier Nervenzellen in viel geringerer Zahl vorhanden als auf der Oralfläche; sie waren nur mit großer Mühe und auf einigen besonders günstigen Präparaten zu finden. Aus dem Umstand, daß diese Nervenfasern unmittelbar an der Basis der Tentakelfiederchen und über den Muskelfasern, welche zu den Fiederchen gehören, getroffen wurden, dürfen wir schließen, daß sie innige Beziehungen zu den Fiederchen haben

und augenscheinlich deren nervösen Zusammenhang mit der Tentakelachse bewirken.

Somit sehen wir, daß die Hauptmasse der Nervenzellen auf die Oralfläche der Tentakel beschränkt ist, wo das Ectoderm einen auf Schnitten als selbständige Schicht erscheinenden Nervenplexus besitzt. Gleichzeitig sind auch die längsverlaufenden Muskelfasern auf der oralen Fläche des Tentakels viel stärker entwickelt. Wenn dieser Zusammenhang zwischen Nervensystem und Muskulatur ohne weiteres klar ist, so ist anderseits auch leicht zu verstehen, warum die Tentakelmuskulatur gerade auf der Oralfläche stärker ist. Die Tentakel sind hauptsächlich Greiforgane und befördern die ergriffene Beute in den Mund, was eben durch die stärkere Muskulatur der Oralfläche begünstigt wird. Ebenso wird die rasche Zusammenkrümmung der Tentakel gegen die Mundscheibe, welche bei der Kontraktion der Polypen stattfindet, auch durch die Muskulatur der oralen Tentakelfläche hervorgerufen. Die Krümmung der Tentakel in entgegengesetzter Richtung, d. h. gegen das Mauerblatt, geschieht viel weniger rasch und wird außerdem weniger durch die aborale Muskulatur als durch das Eintreiben der Gastralflüssigkeit in die hohlen Tentakel bewirkt.

Tentakelfiederchen. Die Tentakelfiederchen wiederholen in ihrem morphologischen und histologischen Bau vollkommen den Tentakelstamm. Sie sind hohl; ihr Ectoderm besteht aus denselben Deck- und Nesselzellen; auch sie sind mit längsverlaufenden ectodermalen Muskelfasern versehen.

Da die Muskelzellen des Tentakelstamms so innige Beziehungen zu Nervenzellen zeigen und die Übereinstimmung in Bau und Funktion für Stamm und der Fiederchen so groß ist, so müssen wir wohl annehmen, daß auch im Ectoderm der Fiederchen Nervenzellen vorkommen. Doch gelang es mir nicht, sie hier mit Sicherheit nachzuweisen. Obgleich man über den Muskelfasern oft eine feine Körnelung findet, so konnte ich doch nicht bestimmt nachweisen, daß sie von Nervenfasern herrührt.

Es könnte sein, daß die Ganglienzellen der Tentakelfiederchen gleichmäßiger als auf dem Tentakelstamm auf dem ganzen Querschnitt zerstreut sind und keine selbständige Nervenschicht bilden; einzelne Ganglienzellen aber mit so feinen Fortsätzen waren auf Schnitten in der Masse der Nesselzellen unmöglich zu beobachten. Es kann auch nicht erstaunen, daß die Fiederchen weniger reich an Nervenzellen sind als der Tentakelstamm. Letzterer muß doch als Zuleitungsbahn

Digitized by Google

für sämtliche Fiederchen dienen, steht also zu ihnen etwa in dem Verhältnis wie ein Fluß zu seinen Nebenflüssen. Außerdem ist die Muskulatur des Tentakelstamms, welche den Stamm nebst den sämtlichen Fiederchen zusammenziehen muß, viel stärker und wohl auch energischer kontraktionsfähig und muß somit auch stärker mit Nervenzellen versehen sein als die Fiederchen, welche keine schnellen Bewegungen ausführen.

B. Mundscheibe.

Vergleich des Ectoderms der Mundscheibe mit dem der Tentakel. Es ist unmöglich, eine scharfe Grenze zu ziehen zwischen der Mundscheibe und den basalen Teilen der oralen Tentakelflächen. Die auf der Oralfläche der Tentakel verlaufenden Längsmuskelfasern endigen an verschiedenen Stellen der Mundscheibe; einige ziehen ohne Unterbrechung durch die ganze Mundscheibe bis zum Mund (Textfig. 1, S. 508). In seiner histologischen Beschaffenheit gleicht das Ectoderm vollkommen dem der Tentakel. Dieselben Deckzellen bilden die äußere Fläche (*d*, Fig. 3, 9, Taf. XXX), unter welchen in ebenso großer Menge dieselbe Art von Nesselzellen liegt. Wir finden auch hier die mit Boraxkarmin sich färbenden Drüsenzellen (*dr*, Fig. 3 und 9, Taf. XXX); ebenso ganz ähnliche Sinneszellen in entsprechenden Lagebeziehungen zu den Nesselzellen wie auf den Tentakeln (*S*, Fig. 6 und 9, Taf. XXX). Endlich findet sich im Ectoderm eine typische Nervenfaserschicht (*nf*, Fig. 6, Taf. XXX), in der schon auf Schnitten Ganglienzellen zu erkennen sind (*g*, Fig. 6).

Wie man aus den Fig. 2, 6, 9, Taf. XXX ersieht, ist die Nervenfaserschicht (auf Fig. 2 mit blauer Farbe angedeutet) besonders an einigen Stellen der Mundscheibe, die weiter unten beschrieben werden, sehr stark entwickelt. Mit großer Deutlichkeit können wir in ihr die einzelnen Nervenfasern unterscheiden.

Nervenfasern und Ganglienzellen auf Macerationspräparaten. Das Studium der Macerationspräparate liefert weitere Bestätigungen in dieser Hinsicht. Auf Macerationspräparaten der isolierten Mundscheibe überzeugt man sich, welch reichen Nervenplexus die Ganglienzellen hier bilden. Bei noch nicht sehr weit gegangener Maceration fallen von der Stützlamelle zusammenhängende Epithelstücke ab, die von Nervenfasern wie umsponnen erscheinen. Wenn die Maceration weiter geführt wird, erhält man durch vorsichtiges Klopfen auf das Deckgläschen Ganglienzellengeflechte frei von Epithelzellen. Ich konnte bloßgelegte Nervenfasergeflechte beobachten, die nur aus

Digitized by Google

Nervenfasern und Ganglienzellen bestanden, und eine recht ansehnliche Fläche bedeckten. Fig. 7, Taf. XXX zeigt von einem ähnlichen Geflecht wegen Raummangel nur einen kleinen Teil. In demselben unterscheiden wir deutlich einzelne Ganglienzellen (*g*) und ihre Fortsätze, die zum Teil im Fasergeflecht verlaufen, zum Teil aus demselben heraustreten.

Es gelingt auch vollkommen isolierte Ganglienzellen in beliebiger Menge zu finden. Dieselben erscheinen denen der Tentakel ganz ähnlich (Fig. 7, Taf. XXX), d. h. sobald man sie unter dem Deckgläschen bewegen und drehen kann, sind multipolar, meist mit drei oder vier sehr langen, feinen, verzweigten und varicösen Fortsätzen. Alle Nervenfasern, die auf den Präparaten mehr oder weniger dichte Geflechte bilden, oder auch einzeln gefunden werden, sind ebenso varicös, fein und von demselben Aussehen wie die Fortsätze der Ganglienzellen, weshalb kein Zweifel bestehen kann, daß die Fasergeflechte aus Ganglienzellfortsätzen hervorgehen.

Verteilung der Nervenzellen. Die Mundscheibe ist demnach mit Nervenzellen reichlich versehen, und das Studium der Macerationspräparate ruft den Eindruck hervor, daß alle Teile der Mundscheibe Nervenzellen besitzen. Um ihre Verteilung genauer zu studieren, müssen wir uns jedoch zu den Schnittserien wenden.

Man erhält leicht bei guter Orientierung einige Querschnitte durch den Polypen, welche die Mundscheibe in der Fläche treffen. Fig. 1, Taf. XXX stellt einen solchen Querschnitt im Niveau der Mundscheibe schematisch dar. Die Figur ist so kombiniert, daß gewisse Octanten *A* und *B* Schnitte der Mundscheibe in verschiedenem Niveau und bei verschiedenen Kontraktionszuständen zeigen. Die Regionen der Mundscheibe, welche zwischen zwei Septen liegen, sind etwas emporgewölbt, weshalb die Scheibe längs den Ansatzstellen der Septen rinnenartig vertieft ist. Auf einem gewissen Querschnitt werden daher nur die Ansatzstellen der acht Septen und das diese Stellen bedeckende Ectoderm der acht Rinnen vom Messer getroffen werden, während die gewölbten, zwischen den Septen liegenden Mundscheibenpartien (also der größte Teil der Scheibenfläche) abgetragen sind. Einen solchen Schnitt zeigt die rechte Hälfte (*A*) der Fig. 1, Taf. XXX, und auf solchen Schnitten ist der Nervenplexus der Mundscheibe gut zu beobachten (auf der Figur mit blauer Farbe angedeutet). Man findet nämlich im Ectoderm, welches über den Ansatzstellen der Septen und seitlich davon die Mundscheibe bedeckt, viele Nervenfasern. Wenn der Schnitt die tiefere Schicht des Ectoderms getroffen hat, findet man im Ectoderm keine

Digitized by Google

Nesselzellen mehr, sondern allein den Nervenplexus, welcher ja die tiefste Region des Epithels einnimmt.

Doch beobachtet man Nervenfasern nicht in der ganzen Ausdehnung der Ansatzlinien der Septen. Gegen den peripheren Rand der Mundscheibe verschwinden sie aus dem Ectoderm; man findet hier in allen Höhen des Epithels nur Nesselzellen in großer Menge, während die Nervenfaserschicht fehlt, soweit man feststellen kann (die Grenze, bis zu welcher die Nervenfaserschicht reicht, liegt auf der Fig. 1, Taf. XXX bei x).

Es fragt sich nun, ob auch auf der, zwischen den Septen liegenden übrigen Mundscheibenfläche Nervenfasern vorhanden sind. Dies ist weniger leicht nachzuweisen. Wenn jedoch bei gewissen Kontraktionszuständen der Polypen auch diese Stellen der Mundscheibe in der Fläche getroffen werden (ein solcher Fall ist z. B. auf der Fig. 1, Taf. XXX bei z angedeutet), so können wir im Ectoderm ebenfalls eine Nervenschicht sehen. Hier ist sie aber weniger stark entwickelt; die Nervenfasern sind mit Nessel- und andern Epithelzellen gemischt — ein Beweis, daß die Nervenschicht hier keine genügend dicke Schicht im Epithel bildet, um vom Messer auf eine größere Strecke allein getroffen und bloßgelegt zu werden, im Gegensatz zu dem, was wir an den erst beschriebenen Stellen fanden.

Es fällt auf, daß in dem Plexus über den Ansatzstellen der Septen die Fasern vorzugsweise parallel zueinander in der Richtung vom Mund zum Scheibenrand verlaufen; in dem Nervenplexus der übrigen Mundscheibenfläche dagegen konnte ich dies nicht beobachten; vielmehr scheinen die Nervenfasern hier in verschiedenen Richtungen, sich kreuzend zu verlaufen.

Jedenfalls aber ist die ganze Mundscheibe mit einer Nervenschicht versehen. Es gelingt nicht, Stellen zu finden, wo sie sicher und vollständig fehlte.

Die beschriebenen Flächenschnitte orientieren über die Verbreitung der Nervenschicht auf der Mundscheibe, dagegen zeigen sie wenig histologische Details, weshalb ich nur eine schematische Figur von ihnen gebe. Um das, was von dem Nervensystem der Mundscheibe bemerkt wurde, aber durch naturgetreue Abbildungen zu beweisen, sollen in andern Richtungen geführte Schnitte dienen.

Die halbschematische Fig. 2, Taf. XXX zeigt den Längsschnitt eines Polypen, der genau in der Fläche eines Septums geführt wurde; die Figur zeigt nur die rechte Hälfte des Schnittes; die linke Hälfte, welche durch das Lumen des Schlundrohres (*Mr*) getrennt ist, wurde

Digitized by Google

weggelassen. Links ist der Schnitt durch das Epithel des Schlundrohres (*Mr*), oben durch das der Mundscheibe (*Pr*) und rechts durch das des Mauerblatts (*Mbl*) begrenzt. Das sehr charakteristische, aus hohen und dünnen Zellen bestehende Epithel des Schlundrohrs tritt aus der Mundöffnung etwas heraus, um sich auf der Mundscheibe als ein ziemlich breiter Ring um den Mund auszubreiten. Wie die Figur zeigt, ist dies Epithel scharf von dem der Mundscheibe abgesetzt (bei *x*). Die Nervenfaserschicht ist auf solchen Schnitten besonders gut schon bei schwacher Vergrößerung wahrzunehmen, wie die Fig. 2, Taf. XXX zeigt, als eine blaue Linie, wenn mit Bleu de Lyon gefärbt, als eine dunkle bei Osmiumsäureschwärzung. Die Nervenschicht setzt sich ohne Unterbrechung in das Epithel des oberen Teils des Schlundrohres fort, längs den Anheftungslinien der Septen, und ist hier sogar besonders stark.

Auf Fig. 6, Taf. XXX ist das Ectoderm der Mundscheibe, welches auf Fig. 2, Taf. XXX bei schwacher Vergrößerung dargestellt ist, mit Ölimmers. 2 mm und Komp. Ocul. 6 (mit Hilfe des Zeichenapparates) abgebildet. Die Stelle der Fig. 6 entspricht auf Fig. 2 etwa der zwischen *x* und *Pr*. Die Muskelfasern am unteren Rand dieser Figur entsprechen der Ansatzstelle des Septums an die Mundscheibe, wobei der sehr dünne Schnitt nur die eine Fläche des Septums darstellt, nämlich die von längsverlaufenden Muskelfasern bedeckte.

Die Figur zeigt, wie dick die Nervenschicht (*nf*) an solchen Stellen sein kann. Man kann deutlich die einzelnen sie zusammensetzenden Fasern unterscheiden. Dazwischen können auch Ganglienzellen (*g*) wahrgenommen werden und selbst die von ihnen ausgehenden Fortsätze kann man eine Strecke weit verfolgen. Es fällt weiter auf, daß sich die einzelnen Fasern auf lange Strecken verfolgen lassen, woraus hervorgeht, daß sie einander parallel, und zwar in der Ebene des Septums verlaufen, was schon auf Flächenschnitten festzustellen war, wie oben beschrieben wurde.

Über den Ansatzstellen der Septen treffen wir auf solchen Schnitten im Ectoderm spindelförmige Sinneszellen (*s*, Fig. 6), welche an ihrer schlanken Form erkennbar sind, selbst dann, wenn ihr distales, außerordentlich feines, hervorragendes Ende nicht deutlich wahrzunehmen ist.

Nur diejenigen Schnitte, welche, wie Fig. 6, durch die Ansatzstelle eines Septums gehen, zeigen die Nervenschicht so dick; die benachbarten, welche durch die übrigen Regionen der Scheibe gehen, besitzen eine dünnere Schicht. Noch überzeugender tritt dies aber auf Längsschnitten hervor, welche senkrecht zu der Ebene eines Septums geführt

Digitized by Google

sind (also parallel der Linie *a b* auf Fig. 1, Taf. XXX). Fig. 9, Taf. XXX zeigt die Ansatzstelle eines Septums (*Spt*) von einem solchen Schnitt bei starker Vergrößerung. Wir sehen deutlich die rinnenartige Vertiefung der Mundscheibe längs der Anheftung des Septums der Quere nach getroffen. Auf einem solchen Schnitt ist klar zu bemerken, daß die Nervenschicht (*nf*) am Grunde der Rinne besonders stark entwickelt ist, viel stärker als auf der übrigen Mundscheibe. Auf dem abgebildeten Schnitt liegt die Hauptmasse der Nervenfasern höher im Epithel, als es im Leben der Fall ist, da das ganze Epithel samt der Nervenschicht bei der Fixation und der dabei stattgefundenen krampfhaften Kontraktion des Polypen von der Stützlamelle abgerissen wurde.

Bei genau in der angegebenen Weise geführten Schnitten erscheinen die Nervenfasern über der Ansatzlinie des Septums als Pünktchen, was beweist, daß alle Nervenfasern quergeschnitten sind, und daß sie also in der Tat einander parallel ziehen, und zwar längs der Ansatzlinie des Septums vom Mund zum Scheibenrand, wie schon früher hervorgehoben wurde. Es macht sogar den Eindruck, als ob sie hier, über der Ansatzlinie des Septums, zu einem Bündel vereinigt wären. Dagegen finden sich im Ectoderm zu beiden Seiten des Septums viel weniger Nervenfasern. Sie breiten sich hier über die quergeschnittenen Muskelfasern (*m*) aus. Es macht ziemlich viel Mühe, sie nachzuweisen, weil sie nur eine dünne Schicht bilden, die von den übrigen Epithelelementen nicht scharf abgesetzt ist.

Das Ectoderm längs der Ansatzlinie des Septums gleicht dem der übrigen Stellen der Mundscheibe. Auch hier (dieselbe Fig.) finden wir Sinnes- (*S*) und Drüsenzellen (*dr*). Letztere sind an den Seiten der Septen reichlicher als auf der übrigen Mundscheibe. Der größte Teil der Sinneszellen, die ich auf der Mundscheibe sah, wurden ebenfalls in der Nähe und an den Seiten der Septen gefunden. Es scheint, daß sie hier in der Tat reichlicher sind. Doch läßt sich dies nicht sicher behaupten, weil die Sinneszellen zu schwer nachzuweisen sind, um ihre Zahl auf diesen oder jenen Schnitten sicher zu vergleichen; besonders schwer sind sie namentlich auf der Mundscheibe zwischen den Septen zu finden, weil die Scheibenfläche hier gewölbt und das Ectoderm hier meist schief getroffen ist, wobei die distalen Enden der Sinneszellen, an welchen man sie ausschließlich erkennen kann, weggeschnitten wurden.

Aus der Betrachtung der Fig. 2, Taf. XXX ersehen wir, daß die Nervenschicht der Mundscheibe längs der Anheftungslinien der Septen

und zwischen den Tentakelbasen nicht bis zum Rand der Mundscheibe verläuft, sondern etwa am Beginn des letzten Viertels oder Fünftels des Radius aufhört. Das gleiche konnten wir auch auf den Flächenschnitten (Fig. 1, Taf. XXX, bei *x*) konstatieren. Das ectodermale Epithel ist in dieser Randregion der Scheibe etwas höher und besonders stark von Nesselzellen erfüllt (Fig. 2, Taf. XXX); es ähnelt in dieser Beziehung der aboralen Tentakelfläche. Daß auch in dieser Region einzelne Ganglienzellen vorkommen, kann man kaum bezweifeln; aber sie sind hier eben nicht so zahlreich, um mit ihren feinen Fortsätzen durch Verdrängung der Nesselzellen in die oberen Schichten des Epithels eine selbständige Nervenfaserschicht zu bilden; ebensowenig wie es auf der aboralen Tentakelfläche und den Tentakelfiederchen der Fall ist.

Dagegen ist es mir gelungen, am äußersten Rande der Mundscheibe, wo sie in das Mauerblatt umbiegt (Fig. 2, Taf. XXX), Nervenfasern (auf Fig. 2 zwischen den Buchstaben *a* und *b* mit blauer Farbe angedeutet) deutlich nachzuweisen, und zwar über den hier vorhandenen Muskelfasern; letztere gehören zu denjenigen Muskelzellen, welche von einem Tentakel auf den benachbarten übergehen, indem sie den zwischen zwei Tentakeln liegenden Mundscheibenrand durchqueren. Auf Fig. 3, Taf. XXX ist dieselbe Region bei stärkerer Vergrößerung abgebildet; über den Querschnitten der erwähnten Muskelfasern bemerkt man einige zarte Nervenfasern (*nf*). Nur auf sehr günstigen Präparaten gelingt es, dieselben klar zu beobachten; es gehört dazu sehr gute Konservierung der Tiere, wobei jedoch das Ectoderm etwas gelockert sein muß, damit die Nervenfasern als solche unzweideutig hervortreten. Zwischen den Fasern konnte ich einige Male Kerne beobachten (dieselbe Figur). Wegen ihrer Lage in dem Fasergeflecht und wegen dem Mangel des Protoplasmas um die Kerne, muß man wohl annehmen, daß sie zu Ganglienzellen gehören, da nur die Ganglienzellen einen so kleinen Zellkörper haben.

Die Richtigkeit des Gesagten kann man auf Schnitten kontrollieren, welche tangential zum Mundscheibenrand geführt werden; wir sehen dann im Ectoderm, welches den Mundscheibenrand zwischen den zwei benachbarten Tentakeln bedeckt, und welches auf solchen Schnitten natürlich von der Fläche getroffen ist, auf günstigen Päparaten ebenfalls deutliche Nervenfasern. Ein solcher Schnitt ist auf Fig. 8, Taf. XXX bei starker Vergrößerung abgebildet. Die Hohlräume (*TH*) links und rechts sind die Tentakelhöhlen. Die Deckzellen (*Ect*) begrenzen das Bild von oben und unten; an den übrigen Stellen des Schnittes sind sie weggeschnitten, weil der Mundscheibenrand

Digitized by Google

gekrümmt ist, wodurch die tieferen Schichten des Ectoderms bloßgelegt sind. In diesen sehen wir viele Nesselzellen und die großen, stark gefärbten Zellen, welche gewöhnlich auf Schnitten tief im Epithelgrunde getroffen werden; ferner die Muskelfasern (*m*), welche am Mundscheibenrand von einem Tentakel auf den andern übergehen und welche auf Fig. 3, Taf. XXX (*m*) quer getroffen waren. Über diesen Muskelfasern aber (Fig. 8) — und das ist, was uns hier besonders interessiert — verlaufen einige feine Nervenfasern; auch ein spindelförmiger Zellkörper ist zu erkennen (*g*), vermutlich eine Ganglienzelle, deren Fortsätze nur undeutlich zwischen den übrigen Zellen zu verfolgen sind.

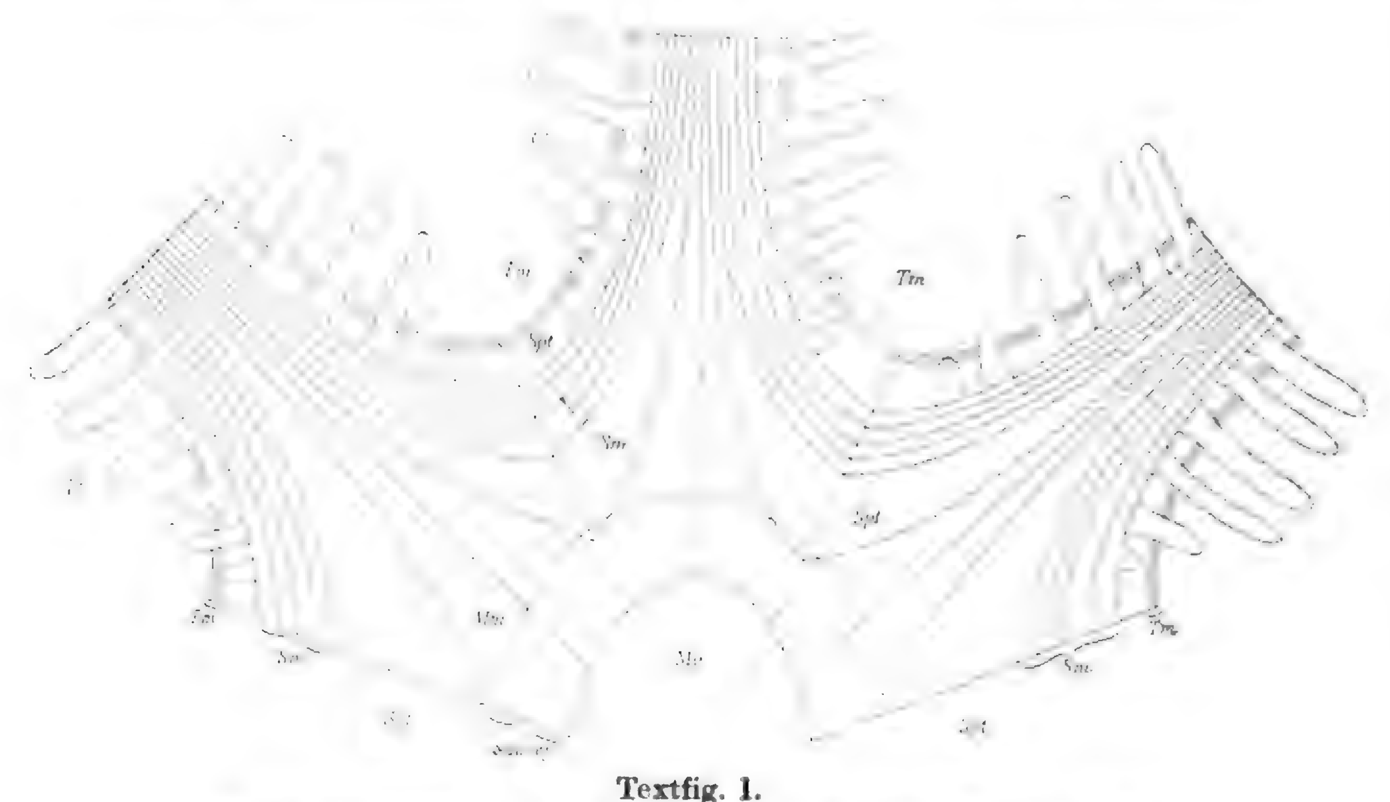
Es ist wohl unzweifelhaft, daß die beschriebenen Nervenfasern speziell der Innervation der den beiden benachbarten Tentakeln gemeinsamen Muskelfasern dienen, denn sie finden sich nur unmittelbar über diesen und fehlen, so weit die Beobachtung ergab, in den angrenzenden Stellen der ectodermalen Fläche.

Erklärung der Verteilungsart der Nervenelemente auf der Mundscheibe. Die Tatsache, daß die Nervenschicht auf der Mundscheibe besonders stark längs der Linie der Anheftung der Septen entwickelt ist und die weitere, daß die Nervenfasern längs dieser Linie einander parallel vom Mund zum Mundscheibenrand verlaufen, zeigen uns, daß wir auf der Mundscheibe längs der acht Septenlinien sozusagen nervenleitende Straßen vor uns haben. Ihnen fällt offenbar die Aufgabe zu, die Nervenreize vom Mund zum Mundscheibenrand, oder umgekehrt, zu leiten, im Gegensatz zu der übrigen Mundscheibenfläche, auf welcher der Nervenplexus, wie wir es fanden, weniger stark entwickelt ist und wo die Nervenfasern einen gekreuzten Verlauf zeigen.

Eine Erklärung für diesen Nervenverlauf, glaube ich, wird gegeben durch die Art, wie die ectodermalen Muskelfasern auf den Tentakeln und auf der Mundscheibe verlaufen und sich verteilen. Schon für die Tentakel fanden wir, daß die Verteilung der Nervenelemente auf das innigste mit der Verteilung der Muskelfasern zusammenhängt, indem die orale Tentakelfläche, auf welcher die Hauptmasse der Längsmuskelfasern verläuft, auch die Hauptmasse der Nervenfasern, einen reichen Nervenplexus in ihrem Ectoderm aufweist. Ganz ähnliche Beziehungen zwischen dem Muskel- und Nervensystem beobachtet man auf der Mundscheibe.

Die längsverlaufenden ectodermalen Muskelfasern, welche in den

distalen Teilen der Tentakel die Oralfläche gleichmäßig bedecken, teilen sich gegen die Tentakelbasis hin (Fig. 1 *c*, Taf. XXX und besonders Textfig. 1) in zwei seitliche starke Züge (Textfig. 1 *Sm*), indem zwischen ihnen nur wenige schwache Muskelfasern in der Medianlinie geradlinig bis zum Mund herabsteigen (Fig. 1 *c*, Taf. XXX, Textfig. 1 *Mm*). Die seitlichen starken Muskelzüge aber, welche immer dicht an die beiden Fiederchenreihen (Textfig. 1 *Tf*) angeschmiegt auf die Mundscheibe herabziehen, wenden sich mehr und mehr von der Medianlinie nach rechts und nach links, bis sie die beiden benachbarten Septallinien



Textfig. 1.
Schema der Muskulatur der Mundscheibe und der Tentakel. Näheres im Text.

(Textfig. 1 *Spt*) erreichen. An diesen Linien stoßen diese seitlichen Muskelzüge der beiden benachbarten Tentakel in etwas verschiedener Entfernung von der Mundöffnung zusammen, ohne jedoch ineinander überzugehen.

Wir fanden nun, daß längs diesen Septallinien auch die Nervenschicht besonders stark entwickelt ist. Die Bedeutung dieser Einrichtung liegt auf der Hand. Ein starker Strom von Nervenfasern (Taf. XXX, Fig. 1 *A*, bei der Linie *ab* — blaue Farbe zwischen den Muskelfasern) verläuft also zwischen den zusammenstoßenden Enden der beiden Muskelzüge, welche zu den zwei benachbarten Tentakeln gehören, zum Teil diese Muskelenden trennend, zum Teil sie bedeckend. Auf diese Weise werden zwei benachbarte Tentakel auf dem direktesten

Digitized by Google

Wege innerviert und zwar beide Tentakel durch eine und dieselbe Reizleitung. Dadurch, glaube ich, wird Ersparnis an Zeit und Material erzielt, indem für 16 seitliche Muskelzüge nur acht Nervenfaserzüge notwendig sind, Nervenfaserzüge, die dazu nur einen kurzen Verlauf zu haben brauchen. Diese seitlichen Muskelzüge der Tentakel spielen aber bei der Bewegung der Tentakel eine sehr große Rolle, worauf schon ihre Stärke hinweist.

Beim Ergreifen der Beute muß es oft vorkommen, daß ein Tentakel dem andern zu Hilfe kommt und beide mittels der starken seitlichen Muskelzüge sich gegeneinander krümmen, um dann die ergriffene Beute durch gemeinsame Anstrengung in die Mundöffnung zu befördern. Damit diese Bewegungen der zwei benachbarten Tentakel möglichst koordiniert sind, ist vielleicht der Umstand, daß sie durch eine und dieselbe Reizleitung ausgelöst werden, von besonderem Vorteil.

Es ist auch recht begreiflich, warum die längs der Ansatzlinie des Septums hinziehenden, reizleitenden Straßen vom Mund ausgehen. Die Tentakel müssen in ihren Bewegungen nicht nur untereinander, sie müssen auch mit den Bewegungen der Mundöffnung auf das strengste koordiniert sein, wenn die durch die Tentakel ergriffene Beute in den Mund befördert werden soll. Das Schlundrohr besitzt in der Tat in seinem obersten Teil eine starke Nervenschicht; außerdem tritt das typische Schlundrohrepithel mit seiner Nervenschicht aus der Mundöffnung heraus und breitet sich auf der Scheibe um den Mund herum aus (*Schr.ep* Textfig. 1), so daß auch ein starker Nervenplexus den Mund umgibt (auch Fig. 2, bei *x*, Taf. XXX). Von diesem circumoralen Teil des Nervensystems werden wohl die Bewegungen der Tentakel ausgelöst, indem die längs der Septallinien ziehenden Nervenstraßen der Mundscheibe die entsprechenden Reize den Tentakelmuskeln zuführen. Umgekehrt können dieselben Nervenzüge auch Reize, welche die Tentakel empfangen, dem circumoralen Teil des Nervensystems zuleiten.

Wir fanden, daß diese Nervenzüge der Septallinien nicht bis zum Scheibenrand reichen. Dies bestätigt meiner Ansicht nach die Vermutung, daß die in Rede stehenden Nervenzüge innige Beziehungen zu den Tentakelmuskeln haben. Denn sie passieren also in der Tat nur die Stellen, wo die starken seitlichen Tentakelmuskelzüge auf der Mundscheibe mit ihrem unteren Ende sich befestigen, und verschwinden gegen den Scheibenrand hin, wo auch keine oder wenige Muskelfasern endigen (vgl. Textfig. 1 und Fig. 2, Taf. XXX).

Der feine Nerv am Mundscheibenrand selbst gehört einem ganz

andern System der Tentakelmuskeln an, vermutlich denjenigen, welche nur in der älteren Arbeit von POUCHET et MYÈVRE richtig beschrieben und als »muscles intertentaculaires« bezeichnet wurden. Diese Muskelfasern (Textfig. 1 *Tm*) finden sich nicht oral, sondern aboralwärts oder nach außen von den Fiederchenreihen; sie laufen längs der Seiten der Tentakel, steigen von ihnen auf den Scheibenrand herab, durchqueren denselben bis zur Basis der benachbarten Tentakel, auf denen sie wieder emporsteigen. Die streng seitlichen Biegungen der benachbarten Tentakel gegeneinander werden also mittels eines für beide Tentakel gemeinsamen Muskelbands bewirkt. Alle andern Partien der Tentakelmuskulatur gehören nur je einem Tentakel an und zeigen keinen solchen Übergang in die Muskulatur der benachbarten Tentakel.

Bei *Alcyonium palmatum* fand ich das letzt beschriebene System der Tentakelmuskeln des Scheibenrands etwas abweichend. Es erhebt sich nämlich am Scheibenrand eine Leiste, so daß der Längsschnitt des Randes zwischen zwei Tentakeln einem Stuhl mit einer sehr niedrigen Lehne gleicht. Diese Leiste wird von der Gallerte und dem ectodermalen Epithel gebildet und enthält die »muscles intertentaculaires«. Diese Einrichtung hat wohl die Bedeutung, die Fläche des Scheibenrandes, auf welcher diese Muskeln verlaufen, zu vergrößern. Auf einem Flächenschnitt der Mundscheibe findet man in gewissem Niveau (Fig. 1, Taf. XXX), daß die Querschnitte (*c*) der Tentakelbasen nur durch starke Muskelfasern (m_1) untereinander verbunden sind; es ist eben diese, sich höher als die übrige Mundscheibenfläche erhebende Leiste.

Der Nervenstrang, der über diesen Muskeln am Mundscheibenrand hinzieht (Fig. 3 und 8, Taf. XXX), hat wohl die spezielle Aufgabe, diesen besonderen Teil des Tentakelmuskelsystems zu innervieren. Diese Nerven sind wahrscheinlich nur Teile von Nervenzügen, welche diese intertentakulären Muskeln in ihrem ganzen Verlauf von einem Tentakel auf die benachbarten begleiten.

C. Schlundrohr.

Das Innere des Schlundrohres wird von einem sehr charakteristischen Epithel ausgekleidet, das nach den embryologischen Befunden von KOWALEWSKI, MARION, WILSON u. a. ectodermaler Natur ist. Es besteht aus sehr hohen (bis 35 μ) und schmalen Zellen.

Die Form seiner typischen Zellen. Die Form dieser Zellen ist auf Schnitten (Fig. 7, Taf. XXIX), noch besser jedoch auf Macera-

Digitized by Google

tionspräparaten (Fig. 5 *a*, Taf. XXX) festzustellen. Die schmalen Zellen sind zur Einlagerung des ovalen Kernes auf einer bestimmten Höhe spindelförmig erweitert. Der distal vom Kern gelegene Teil ist etwas dicker als der proximale. An ihrem distalen Ende trägt die Zelle eine sehr lange Cilie (bis 10 μ). Außer dieser langen Cilie konnte ich auf den meisten Zellen der Macerationspräparate noch eine oder zwei ganz kurze beobachten.

Unterhalb der Kernanschwellung ist die Zelle dünn, faserartig. Gewisse isolierte Zellen sind ebenso hoch wie das Epithel selbst und enden proximalwärts mit einer kleinen knopfartigen Anschwellung (wie die Zelle *Stz*, Fig. 5 *a*, Taf. XXX), mit welcher sie sich auf der Stützlamelle befestigen. Das proximale Ende andrer dagegen (Zelle *nz* und andre auf derselben Figur) setzt sich in eine lange und feine Faser fort. Dieselbe reißt meist wegen ihrer Zartheit beim Zerklopfen der Epithelstücke ab, weshalb es nicht festzustellen gelang, welche Länge sie in Wirklichkeit erreichen kann. Jedenfalls aber ist die Faser so lang, daß sie sich auf der Stützlamelle zwischen den basalen Enden der übrigen Zellen eine Strecke weit hinziehen muß. Einige zufällig besser erhaltene Zellen zeigten ferner, daß die Faser, in welche die genannten Zellen proximalwärts auslaufen, sich verzweigen und Varicositäten bilden kann (*nz*). Die erst beschriebenen, proximalwärts knopfartig endenden Zellen (*Stz*) müssen wir als Stützzellen des Epithels betrachten. Zwischen ihnen und den in eine Faser auslaufenden (*nz*) Zellen konnte ich keine weiteren Unterschiede bemerken. Da die Kernanschwellungen ziemlich breit, die übrigen Teile der Zellen dagegen sehr schmal sind, so müssen die Kerne auf verschiedenen Höhen des Epithels sich verteilen. Die Kernzone des Epithels ist infolgedessen ziemlich hoch; sie beginnt in einem gewissen Abstand von der Epitheloberfläche und geht fast bis zur Stützlamelle herab, ausgenommen die obere Region des Schlundrohres, wo sich zwischen der Kernzone und der Stützlamelle die Nervenschicht am Epithelgrunde ausbreitet (Fig. 7, Taf. XXIX, *nf*), wie wir weiter unten sehen werden.

Drüsenzellen. Die beschriebenen Zellen bilden den Hauptteil des Epithels. Außerdem treffen wir noch Zellen von kolbenartiger Form, deren distaler Teil halsartig ausgezogen ist und bis zur Epitheloberfläche reicht (Taf. XXIX, Fig. 7 dr_{1-3}). In andern Fällen ist nur der mittlere Teil der Zelle verjüngt, um den Kernanschwellungen der benachbarten Zellen Platz zu geben (Fig. 5 *a dr*, Taf. XXX). Der runde Kern liegt meist ganz basal im proximalen Ende der Zelle. Das Plasma dieser Zellen verhält sich verschieden: bald färbt es sich kaum

Digitized by Google

und hat ein maschiges Aussehen (*dr_1* Fig. 7, Taf. XXIX), bald färbt es sich intensiv und erscheint grobkörnig (*dr_3*, derselben Figur); in andern Fällen endlich erscheint es gefärbt, aber homogen (*dr_2*). Offenbar haben wir es mit Drüsenzellen irgendwelcher Art zu tun, welche verschiedene Stadien der Entwicklung und der Entleerung ihres Inhaltes darbieten. Auf den Macerationspräparaten sind diese Zellen schwer zu finden, wohl deshalb, weil sie die Maceration und das Zerklopfen schlecht vertragen. Aus diesem Grunde ließ sich die Form und der Bau dieser Zellen nicht völlig klarstellen. Es schien manchmal, als ob von ihrem proximalen Ende auch feinste Fortsätze abgingen. Auf Fig. 5*a dr*, Taf. XXX ist eine isolierte Zelle abgebildet; ihrem distalen Ende war eine schmale Zelle von der oben beschriebenen Art, welche in eine feine Faser ausläuft, angelagert. Diese Zelle schien an ihrem distalen Ende mittels dreier kurzer, feiner und gekrümmter Fortsätze an die Drüsenzelle angeheftet.

Auf Schnitten (Fig. 7, Taf. XXIX) findet man in der Tiefe des Ectoderms noch große, rundliche Zellen, welche grobkörnig aussehen und sich intensiv färben (zwischen den Buchstaben *dr_1* und *dr_2*). Möglicherweise sind dies unentwickelte Drüsenzellen.

Nervenschicht. Der obere Teil des Schlundrohres führt in der basalen Zone seines Epithels eine stark entwickelte Nervenschicht. An einigen Stellen (Fig. 2, blaue Farbe, Taf. XXX und Fig. 7 *nf*, Taf. XXIX) ist sie scharf von den übrigen Schichten des Epithels abgegrenzt, erreicht erhebliche Dicke und erscheint feinkörnig, oder auf günstigen Präparaten ganz deutlich aus feinen, wellig verlaufenden Fasern bestehend. Wenn die Masse der Nervenfasern sehr groß ist, erscheint die Schicht feinkörnig, wie auf unsrer Fig. 7, Taf. XXIX. Da, wo die Menge der Fasern nicht so groß, oder wo das Epithel gelockert ist und einige Zellen herausgerissen sind, treten die einzelnen Nervenfasern deutlicher hervor und lassen sich eine Strecke weit verfolgen. Bei den mit Osmiumsäure fixierten Tieren ist die Nervenschicht etwas geschwärzt.

Nervenfasern und Ganglienzellen auf Macerationspräparaten. Die Maceration bestätigt die Befunde. Man findet auf den Macerationspräparaten einen Plexus von äußerst feinen und langen Fasern (Fig. 5*b*, Taf. XXX). Dieselben haben das typische Aussehen und verlaufen zum Teil unter Kreuzung, zum Teil auch einander parallel; in letzterem Fall tritt ihre ansehnliche Länge deutlich hervor (Nervenfasern am unteren Rand der Fig. 5*b*). Dieser Plexus entspricht der Nervenschicht, welche wir auf Schnitten fanden. Da

Digitized by Google

viele Epithelzellen des Schlundrohres in eine lange, sich verzweigende Faser auslaufen, muß dieser Plexus zum Teil aus den Fasern dieser Epithelzellen bestehen.

Die Macerationspräparate zeigen ferner typische Ganglienzellen; so bemerkt man am oberen Rande der Fig. 5*b*, Taf. XXX eine solche (*g*). Dieselben sind, so weit ich es beobachten konnte, den Ganglienzellen der Tentakel und der Mundscheibe vollkommen ähnlich.

Über die nervöse Natur der Schlundrohrzellen. Es fragt sich, welcher Natur die Epithelzellen sind, die in Fasern auslaufen und dadurch zur Bildung der Nervenschicht beitragen. Es läßt sich nicht bezweifeln, daß sie nervöser Natur sind; denn die Faserschicht des Schlundrohres enthält, wie wir fanden, typische Ganglienzellen und steht in unmittelbarem Zusammenhang mit der Nervenschicht der Mundscheibe und der Tentakel (*S* z. B. Fig. 2, Taf. XXX), funktioniert also zweifellos als ein Teil des gesamten Nervensystems des Polypen.

Die stärkere Entwicklung der Nervenschicht längs der Anheftungslinie der Septen. Im oberen Teil des Schlundrohres ist die Nervenschicht nicht überall gleich stark entwickelt. Ihre größte Dicke erreicht sie längs den Anheftungslinien der Septen an das Schlundrohr, also ähnlich dem, was wir auf der Mundscheibe fanden. Von einer solchen Stelle ist die Fig. 7, Taf. XXIX genommen. Der Schnitt ist in der Ebene des Septums geführt und das Septum ist infolgedessen in der Fläche getroffen. Die dünne Lamelle des Septums zeigt uns alle ihre Schichten, d. h. die Längsmuskellage einer Seite (*Lm*), dann die Gallerte mit einer verzweigten Gallertzelle (*glz*), endlich die Quermuskellage (*Qum*) der andern Seite.

Die Entwicklung der Nervenschicht im unteren Teil des Schlundrohres. Den beschriebenen Bau hat das Epithel im oberen Drittel des Schlundrohres. In seinen unteren zwei Dritteln ist es im wesentlichen ebenso gebaut, nur läßt sich die Nervenfaserschicht nicht mehr nachweisen und die Zone der Kerne dehnt sich im Epithel bis zur Stützlamelle (Fig. 3, Taf. XXXI) aus; Drüsenzellen finden sich ebenfalls hauptsächlich im oberen Teil des Schlundrohres.

Fig. 2, Taf. XXXI zeigt einen Flächenschnitt durch den oberen Teil des Schlundrohres. Das Messer hat die Wand des Schlundrohres nicht genau in einer Schicht getroffen, sondern ist durch alle Schichten schräg durchgegangen. Auf diese Weise sind auf dem Schnitt die verschiedenen Schichten der Wand: Ectoderm, Gallerte und Entoderm zu

sehen. Am linken Rande der Figur erscheint das Ectoderm (*Ect*), der mittlere Teil zeigt die Gallerte (*gal*) und der rechte das Entoderm (*Ent*). Wenn wir die Figur von links nach rechts verfolgen, sehen wir, daß zunächst die Kernzone (*k*) des Ectoderms auftritt; weiter nach rechts folgen die tieferen Schichten des Ectoderms, vor allem die Nervenschicht (*nf*). Die letztere erscheint hier als ein Plexus feiner Fasern, zwischen welchen man auch Ganglienzellen (*g*) mehr oder weniger deutlich unterscheiden kann. Außerdem sieht man die großen, rundlichen Zellen (*dr*), die wir auf senkrechten Schnitten durch die Schlundrohrwand (s. Fig. 7, Taf. XXIX) ebenfalls in der Tiefe des Epithels fanden. Zwischen den Nervenfasern können wir einzelne Punkte wahrnehmen — das sind Querschnitte durch die faserartig dünnen proximalen Teile der Epithelzellen. Stellenweise sehen wir wieder Ansammlungen von Kernen (k^1) —, wo wieder die Kernzone des Epithels getroffen ist, infolge irgend einer Unebenheit in der Schlundrohrwand. Weiter nach rechts tritt die Gallerte auf, in welcher eine recht schöne Gallertzelle (*glz*) mit ihren Verzweigungen liegt. Indem das Messer tiefer in die Schlundrohrwand einschnitt, hat es endlich das Entoderm (*Ent*) erreicht und zwar zuerst die Schicht desselben, welche unmittelbar an der Stützlamelle liegt, — nämlich die zirkulären entodermalen Muskelfasern, und nur ganz am Rande des Schnittes sind auch die Teile derselben Muskelzellen getroffen, welche die Epitheloberfläche bilden.

Die Nervenschicht tritt also auf einem solchen Flächenschnitt durch das obere Drittel des Schlundrohres ganz deutlich hervor. Auf Flächenschnitten dagegen durch den tieferen Teil des Schlundrohres ist keine Nervenschicht zu finden. An den entsprechenden Stellen solcher Schnitte fand ich stets nur eine Menge von Pünktchen, — d. h. die Querschnitte durch die feinen proximalen Teile der Epithelzellen und die Ansatzstellen derselben an die Stützlamelle — dagegen keine Nervenfasern dazwischen.

Siphonoglyphe. Ist aber vielleicht die sogenannte Siphonoglyphe mit einer Nervenschicht versehen? In den unteren zwei Dritteln des Schlundrohres findet sich an der sogenannten Ventrallinie das eigentümliche Epithel der Siphonoglyphe, welches von dem übrigen Epithel durch außerordentlich starke Cilien sich auszeichnet, und das dazu dient, wie es verschiedene Forscher nachgewiesen haben, um die Flüssigkeit im Schlundrohr in bestimmter Richtung zu bewegen. Man könnte vermuten, daß dieses Epithel besonders reich mit Nervenzellen versehen sein müßte. Doch scheint dies nicht der Fall zu sein.

Digitized by Google

Die Kernzone reicht in ihm (Fig. 3, Taf. XXXI) bis zur Stützlamelle und Nervenfasern waren nicht nachzuweisen. Auch auf Flächenschnitten durch das Epithel der Siphonoglyphe konnte ich keine Nervenschicht finden. Ein Flächenschnitt durch die tieferen Schichten des Siphonoglyphenepithels sieht aus, wie ich es für die sonstigen Stellen der unteren Schlundrohrregion geschildert habe: man bemerkt keine Nervenfasern, sondern nur punktförmige Querschnitte durch die faserartig dünnen proximalen Teile der Epithelzellen.

Die Siphonoglyphe steht jedoch in Berührung mit der Nervenschicht des oberen Teils des Schlundrohres, indem diese sich nach unten bis zur Stelle, wo die Siphonoglyphe anfängt, erstreckt (Fig. 2, Taf. XXX), ja vielleicht sogar etwas in die Region der Siphonoglyphe eingreift, denn es ist schwer ganz sicher festzustellen, wo die Nervenfaserschicht in dem Schlundrohrepithel undeutlich wird. Die obere Grenze, wo die Siphonoglyphe beginnt und bis wohin die Nervenschicht nach unten reicht, entspricht etwa der Stelle, wo der obere stößelartig erweiterte und die Tentakel tragende Teil des Polypenkörpers in den tieferen säulenartigen Teil übergeht.

Wenn sich auch in der tieferen Region des Schlundrohres keine Nervenschicht nachweisen ließ, so glaube ich doch kaum, daß Nervenelemente hier vollständig fehlen; wahrscheinlicher ist es, daß sie hier weniger reichlich vorkommen, weßhalb sie auf Schnitten mit unsern Mitteln dicht nachgewiesen werden können.

Beziehungen der Nervenschicht des Schlundrohres zu dem der Mundscheibe. Überall geht die Nervenschicht des Schlundrohres unmittelbar in die der Mundscheibe über, wie wir es auf den Fig. 1 und 2, Taf. XXX gesehen haben, wobei die Dicke der Nervenschicht längs der Anheftungslinie der Septen am Schlundrohr und auf der Mundscheibe ungefähr die gleiche bleibt (Fig. 2, Taf. XXX).

Erklärung der Verteilungsart der Nervenzellen im Schlundrohrepithel und die Verteilung der Muskelfasern auf den Septen. Die stärkere Entwicklung der Nervenschicht im oberen Drittel des Schlundrohres könnte daher rühren, daß die Nervenschicht hier neben den Nervenfasern, welche mit den Zellen dieser Region zusammenhängen, auch solche enthält, welche für die tiefer liegenden Teile des Schlundrohres bestimmt sind. Das gesamte Schlundrohr muß ja offenbar aus der Gegend der Mundöffnung Reize bekommen. Indem viele Nervenfasern schon im oberen Teile des Schlundrohres ihre

Digitized by Google

Zellen erreichen, wird die Zahl der Nervenfasern in weiterer Entfernung vom Mund immer geringer.

Immerhin ließen sich jedoch diese Verhältnisse möglicherweise noch etwas anders auffassen. Es scheint mir nämlich sehr wahrscheinlich, daß vom oberen Teil des Schlundrohres aus auch die septale Muskulatur innerviert wird. Die Muskelfasern der Septen dienen doch dazu, um 1) die Mundöffnung und das Schlundrohr zu erweitern und 2) bei der Kontraktion des Polypen seinen oberen Teil in den unteren, bzw. in das Cönosark einzustülpen. Das Erweitern des Schlundrohres und des Mundes steht in Zusammenhang mit der Nahrungsaufnahme, muß also von der sensiblen Umgebung der Mundöffnung abhängen und das Einstülpen der Polypen geschieht auch auf äußere Reize, welche hauptsächlich von den Tentakeln empfangen werden. So muß also die entodermale Muskulatur der Septen auf das innigste von dem ectodermalen Nervensystem abhängen und zwar dürfte diese Innervation wohl auf dem kürzesten Wege geschehen. Überall ist jedoch das Entoderm durch die Gallerte vom Ectoderm getrennt, ausgenommen an der unteren Schlundrohrpforte, wo das ectodermale Epithel des Schlundrohres unmittelbar in das Entoderm der Septen übergeht. An der letzten Stelle könnte auch ein Zusammenhang des ectodermalen und entodermalen Nervensystems stattfinden. Es scheint mir aber, daß diese Verbindung nicht die ausschließliche und nicht die hauptsächliche sein kann, weil sie nicht auf dem direktesten und kürzesten Wege geschieht und weil keine distinkte Nervenschicht, welche eine solche Verbindung vermitteln könnte, im unteren Teil des Schlundrohrs sich nachweisen läßt. Es scheint mir die Annahme wahrscheinlicher, daß eine Innervation der entodermalen Muskulatur seitens des ectodermalen Nervensystems durch die Gallerte hindurch stattfindet und zwar im obersten Teil der Septen. Es wäre möglich, daß einzelne Nervenfasern an gewissen Stellen aus dem Ectoderm heraustreten, z. B. im oberen Teil des Schlundrohres oder aus dem Ectoderm der Mundscheibe, in die Gallerte hineindringen und durch sie das Entoderm, bzw. die Muskelfasern der Septen erreichen. Durch direkte Beobachtung allerdings ist hierüber nichts sicheres festzustellen (obschon Andeutungen nicht fehlen), doch dürfte das negative Resultat in diesem Falle nicht zu viel besagen: weil es fast unmöglich sein dürfte, so feine Nervenfasern in der dünnen Gallertschicht mit unsern einfachen Methoden unzweideutig nachzuweisen.

Wenn aber eine solche nervöse Verbindung zwischen dem ectodermalen Nervensystem und der septalen Muskulatur, bzw. den septalen

Digitized by Google

Nervenzellen existiert, und wenn eine solche Innervation durch die Gallerte auf dem direktesten Wege geschehen soll, so muß dieselbe nach meiner Ansicht unzweifelhaft vom oberen Teil des Schlundrohrs und überhaupt von der Mundregion ausgehen. Hierauf deutet auch die Verteilung der Muskelfasern auf den Septen hin. Im Folgenden will ich daher die Anordnung der Muskelfasern auf den Septen beschreiben, wie ich sie bei *Veretillum cynomorium* (var. *stylifera*, Koellik.) beobachten konnte. Diese Beschreibung wird auch, unabhängig von der berührten Frage nach der Innervation, hier am Platze sein, weil die Verteilung der Muskelfasern auf den Septen bis jetzt nur sehr schematisch dargestellt wurde.

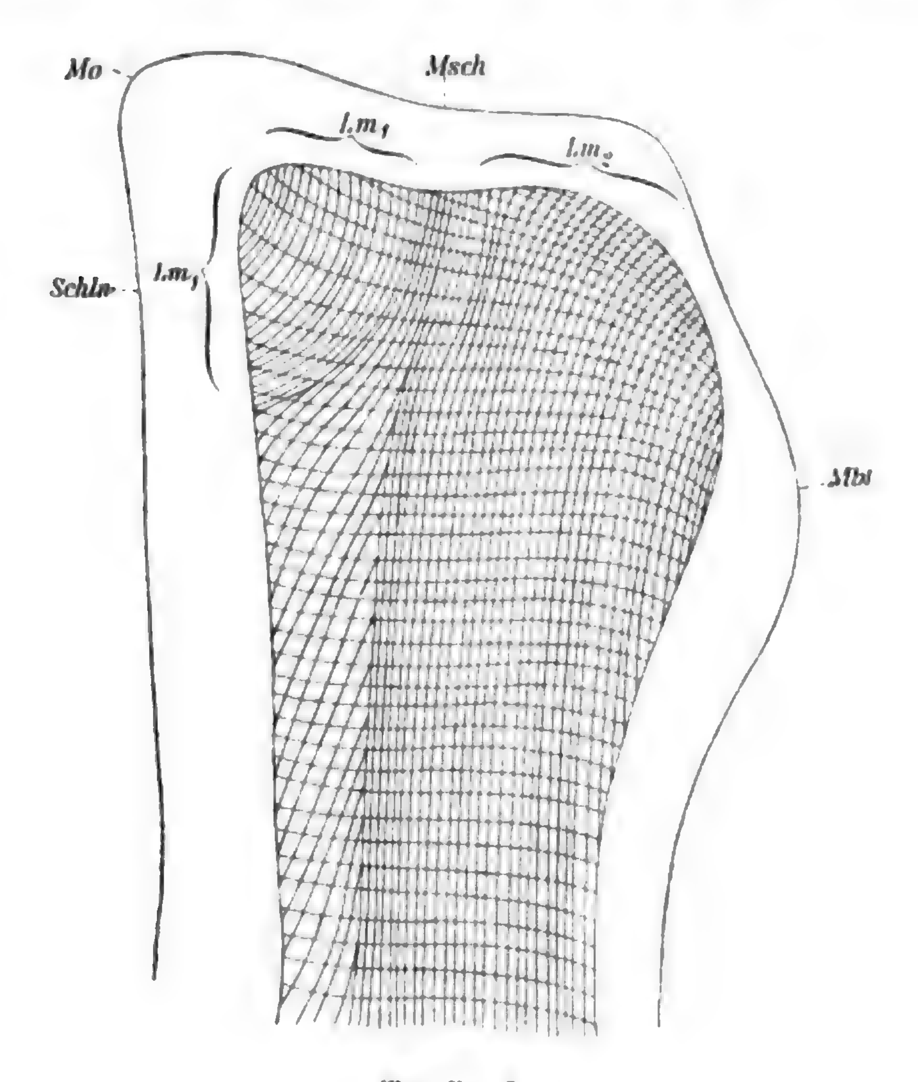
Bei den sehr großen Polypen von *Veretillum cynomorium* können wir das Septum leicht herauspräparaieren und auf einer Fläche desselben hauptsächlich zwei Gruppen von sogenannten longitudinalen Muskelfasern unterscheiden. Diejenigen Längsfasern (Textfig. 2 Lm_1, s. S. 518), welche sich mit ihren oberen Enden zunächst der Mundöffnung (*Mo*) an die Mundscheibe (*Msch*) ansetzen, bilden die erste Gruppe. Es sind kurze Muskelfasern, die in einem Bogen den Winkel umgreifen, welchen die Schlundrohrwand (*Schlw*) mit der Mundscheibe (*Msch*) bildet, und sich mit ihrem aboralen Ende an das Schlundrohr heften, indem sie auf dem Septum nicht weit nach unten herabsteigen. Diese Gruppe der Muskelfasern hat offenbar die Aufgabe, das Lumen der Mundöffnung zu verändern, sie hat also eine ganz spezielle Funktion zu erfüllen. Die Längsfasern, welche weiter von der Mundöffnung entfernt an die Mundscheibe sich ansetzen, bilden die zweite Gruppe (Lm_2), welche dadurch charakterisiert ist, daß ihre Muskelfasern das ganze Septum entlang herablaufen. Das sind die längsten und die stärksten Muskelfasern der Septen. Sie dienen dazu, um den oberen Teil des Polypen in den unteren, bzw. in das Cönosark, einzuziehen. Zwischen der ersten und der zweiten Gruppe treffen wir noch Muskelfasern, welche in ihrem Verlauf einen Übergang zwischen beiden bilden; ungeachtet dessen heben sich doch beide Gruppen voneinander scharf ab.

Die andre Septumfläche, welche die horizontalen Muskelfasern trägt, zeigt, daß letztere im oberen Teil des Polypen nicht vollkommen horizontal verlaufen. Diejenigen Muskelfasern besonders, welche sich in der Region Lm_1 ansetzen (Textfig. 2), ziehen zuerst schräg nach unten, rechtwinklig zu dem Verlauf der longitudinalen Muskelfasern der Gruppe Lm_1, und erst wenn sie dieselbe passiert haben und in die Region der Muskelgruppe Lm_2 eintreten, verlaufen sie horizontal. Diese horizontalen (transversalen) Muskelfasern befestigen sich somit

Digitized by Google

fächerartig an dem obersten Teil des Schlundrohres und scheinen besonders stark zu sein. Sie spielen jedenfalls bei der Erweiterung des Mundes eine wichtige Rolle.

Somit sehen wir, daß 1) an den oberen Teil des Schlundrohres außer den transversalen Muskelfasern noch ein Teil der longitudinalen sich



Textfig. 2.
Schema der Muskulatur eines Septums. Näheres im Text.

ansetzt, und 2) daß auch diejenigen horizontalen Muskelfasern, welche sich in der Region der Mundöffnung an das Schlundrohr und an die Mundscheibe ansetzen, gleichfalls eine wichtige Rolle beim Funktionieren der Mundöffnung spielen müssen.

Wenn die entodermale Muskulatur vom ectodermalen Nervensystem abhängt, so wird eine solche Innervation, wenn sie auf dem direktesten Wege geschehen soll, wahrscheinlich vom oberen Teil des Schlundrohres ausgehen, da die Bewegungen dieses Teiles ja von dieser Muskulatur bestimmt werden. Ich glaube, daß dies der Hauptgrund

Digitized by Google

ist, weshalb die Nervenschicht hier so stark und zwar besonders stark längs der Anheftungslinie der Septen entwickelt ist.

Die zweite Gruppe (Lm_2) der longitudinalen Muskelfasern wird vermutlich von der Mundscheibe aus innerviert. Es wäre möglich, daß auch damit die besonders starke Entwicklung der Nervenschicht der Mundscheibe längs der Septallinien zusammenhängt, obgleich dies schon oben mit der Anordnung der Muskulatur auf der Mundscheibe und den Tentakeln in Verbindung gebracht wurde.

D. Mauerblatt.

Das Ectoderm des Mauerblatts unterscheidet sich von dem der Mundscheibe und der Tentakel in einigen, obschon unbedeutenden Punkten. Das Studium des Mauerblattectoderms ist sehr wichtig für die Frage über das koloniale Nervensystem, weshalb ich es möglichst eingehend beschreiben werde, obwohl ich leider über die Nervenelemente im Mauerblatt nicht hinreichend klar wurde.

Mauerblattectoderm auf den Macerationspräparaten. Am leichtesten und sichersten studiert man das Ectoderm auf Macerationspräparaten. Wenn man einen Polypen nach Entfernung des Oralteils maceriert, so fallen von dem Mauerblatt einzelne ectodermale Epithelstücke ab. Man kann auch mit einem Pinsel leicht einige zusammenhängende Epithelstücke abstreifen. Auf Fig. 1, Taf. XXXI ist das, was man auf solchen Epithelstücken mit 2 mm Zeiss, Ocul. 6 beobachten kann, mit dem Zeichenapparat abgebildet. Man erblickt das Epithelstück von unten, d. h. von der Seite des Entoderms. Über einigen Entodermzellen (auf der Figur unten) liegt eine Gallertzelle (*glz*) und über letzterer eine entodermale Muskelzelle (*ez*), so daß alle Schichten der Mauerblattwand in ihren typischen Zellelementen verglichen werden können.

Deckzellen. Das sehr niedrige Epithel besteht aus denselben Deckzellen, welche wir auf den Tentakeln und der Mundscheibe fanden. An einigen dieser Zellen beobachten wir auch den fußähnlichen Fortsatz (d^1 Fig. 1, Taf. XXXI); wegen der Niedrigkeit des Epithels sind diese Fortsätze jedoch weniger auffällig. Die sog. Decklamellen der Zellen sind große polygonale Platten, deren Struktur auf Macerationspräparaten gut studiert werden kann. Das Protoplasma ist vakuolisiert; die Schnitte zeigen, daß das vakuolisierte Plasma die äußerste Schicht der Lamelle einnimmt. In den meisten Zellen bemerkt man

Digitized by Google

außerdem einige besonders große Vakuolen, die sich meist um den kugeligen, zuweilen deutlich wabigen Kern gruppieren. Letzterer nimmt ungefähr die Mitte der Zellfläche ein.

Nesselzellen. Unter den deckenden Lamellen dieser Zellen liegen die übrigen Elemente. Dies sind erstens Nesselzellen (*nz*, siehe auch Fig. 2, Taf. XXX), welche sich von denen der Mundscheibe und der Tentakel vor allem dadurch unterscheiden, daß sie etwas länger sind (10 *u*); ihre Form ist ebenfalls länglich oval. Beide Nesselzellenarten kann man auf Fig. 2, Taf. XXIX, *N* und *n*, untereinander vergleichen. Der Kern stellt eine flache Scheibe dar, welche in der Längsrichtung der Nesselkapsel ausgezogen ist und sie an einer Seite umgreift. Im optischen Durchschnitt ist der Kern daher wenig merklich, erscheint nur als Verdickung in der Seitenwand der äußeren Kapsel. Der Inhalt der Nesselkapsel, welcher bei den Nesselzellen der Mundscheibe und der Tentakel ungefärbt blieb, wird von Bleu de Lyon gefärbt; der Nesselfaden tritt weniger deutlich hervor und nimmt einen verwickelteren Verlauf. Ein Cnidocil konnte nicht nachgewiesen werden. Manchmal schien es, als ob von der Zelloberfläche ein feiner Faden abging. Die Nesselzellen sind im Epithel des Mauerblattes zu Gruppen vereinigt. Im Abschnitt über die Tentakel wurde erwähnt, daß diese Art von Nesselzellen sich vom Mauerblatt aus in einem kontinuierlichen dünnen Streifen auch auf die aborale Medianlinie der Tentakel fortsetzt (Fig. 6 bei *abr*, Taf. XXIX).

Das Ectoderm des Mauerblattes enthält ferner tiefer gelegene Zellen von verschiedener und unbestimmter Gestalt, die überall zerstreut oder um die Nesselzellengruppen angehäuft sind (wie es auf Fig. 1 rechts der Fall ist, *z*). Einige dieser Zellen sind längsgestreckt, ähnlich den Zellen, die wir in der Tiefe des Ectoderms der Tentakel und der Mundscheibe fanden; bei einigen ist das eine der Enden fein ausgezogen, das andre Ende dagegen besitzt eine äußerst dünne, schwer färbbare, anscheinend homogene Protoplasmapartie (*b*), von der pseudopodienähnliche Fortsätze entspringen, während das übrige Plasma grobkörnig ist und sich stark färbt.

Zellen mit feinen Fortsätzen. Endlich treffen wir auf der Unterseite solcher Epithelstücke Zellen, die im Hinblick auf ein etwaiges Nervensystem besonderes Interesse beanspruchen. Es sind dies spindelförmige Zellen mit einem deutlichen Kern (*c*), die in lange und feine Fasern ausgezogen sind. Ihre Fortsätze verzweigen sich in einem

manchmal schon geringem Abstand von dem Zellenleib, wobei die Verzweigungsstelle zu einer dreieckigen Platte verbreitert erscheint (z. B. c_2). Solche Fortsätze sind sehr oft auf große Strecken auf den Epithelstücken zu verfolgen, manchmal zwei bis drei nebeneinander. Die Richtung ihres Verlaufes ist unbestimmt, auch kreuzen sie sich oft. Manchmal gelingt es, die Fortsätze von den übrigen Zellen auf große Strecken isoliert zu beobachten (c_1). Man erhält häufig den Eindruck, als wenn die Fortsätze den Grenzlinien der Deckzellen folgten und sich da verzweigen, wo drei dieser Zellen zusammenstoßen. Auch auf Schnitten, namentlich auf Flächenschnitten des Mauerblattes kann man die geschilderten Zellen und sogar die Verzweigungen ihrer Fortsätze beobachten.

Die Natur der Zellen mit feinen Fortsätzen. Auf den ersten Blick wäre man wohl geneigt, diese Zellen für Ganglienzellen zu erklären. Sie unterscheiden sich aber erheblich von den typischen Ganglienzellen, welche wir oben beschrieben haben. Die fraglichen Zellen sind bedeutend größer und die Menge ihres Zellprotoplasma ist im Verhältnis zum Kern erheblicher (c_3) als bei den typischen Ganglienzellen. Auch sind die Fortsätze meist nicht so fein wie diejenigen der unzweideutigen Ganglienzellen.

Die nervöse Natur dieser Zellen erscheint um so fraglicher, als es im Ectoderm des Mauerblattes noch andre Zellen gibt (zwei Zellen zu beiden Seiten der Zelle c_3), die den beschriebenen Zellen etwas ähneln, und ebenfalls Fortsätze haben, aber ganz sicher keine Nervenzellen sind wegen der kurzen Fortsätze und ihrer noch bedeutenderen Größe. Die letztere Zellform nimmt sozusagen eine Mittelstellung zwischen den vorher erwähnten Zellen und den keine Fortsätze besitzenden tiefen Epithelzellen ein.

Anderseits aber trifft man zwischen diesen spindelförmigen Zellen einige, die sowohl nach Größe wie Form den Ganglienzellen sehr ähnlich sind, wie z. B. die Zelle *g* neben *b*. Es mag wohl sein, daß diese letzteren richtige Ganglienzellen sind, doch ließ die Schwierigkeit der Beobachtung es nicht mit voller Sicherheit feststellen. Auch ist es unmöglich, die zuletzt erwähnten Zellen von den erst geschilderten ganglienartigen stets sicher zu unterscheiden.

Außer den beschriebenen bipolaren spindelförmigen Zellen begegnet man auf solchen Epithelstücken häufig auch multipolaren mit drei, vier Fortsätzen, wovon eine auf Fig. 1 *h* abgebildet wurde. Ihre Fortsätze scheinen verzweigt zu sein und werden wohl in Wirk-

Digitized by Google

lichkeit viel länger. Es wäre wohl möglich, daß viele von den zuerst beschriebenen bipolaren Zellen in Wirklichkeit multipolar sind, indem die übrigen Fortsätze irgendwie verdeckt waren und nur beobachtet werden können, wenn die Zelle zufällig aus dem Verbande mit den übrigen völlig befreit ist.

Alle diese Zellen mit Fortsätzen scheinen über das ganze Mauerblatt ziemlich gleichmäßig zerstreut zu sein. Wenigstens konnte man sie fast auf jedem abgelösten Epithelstück finden. Die Schnitte zeigen, daß auch im Ectoderm des obersten, verbreiterten Teiles des Polypenkörpers solche Zellen vorkommen.

Mangel der Nervenschicht im Mauerblattectoderm. Aus der Beschreibung des Mauerblattes ist zu ersehen, daß das Ectoderm jedenfalls keine sicher erkennbare Nervenfaserschicht besitzt; es ist (abgesehen von den Stellen, wo im Mauerblatt die Scleriten sich finden), ein sehr niedriges flaches Epithel. Es fehlen somit im Mauerblattectoderm jedenfalls bestimmte Nervenbahnen, welche die durch die Tentakel empfangenen Reize dem Polypenkörper entlang in bestimmten Richtungen leiten könnten. Es kann also auf dem Mauerblatt höchstens ein diffuses, aus einzelnen zerstreuten Ganglienzellen und Fasern bestehendes Nervennetz existieren.

Der Mangel einer solchen Nervenschicht auf dem Mauerblatt erklärt sich in erster Linie jedenfalls daraus, daß das Mauerblatt keine Spuren ectodermaler Muskulatur besitzt.

E. Ectoderm des Cönosarks und die Frage nach dem kolonialen Nervensystem.

Existiert bei den *Octocorallia*, speziell bei *Alcyonium*, ein koloniales Nervensystem, durch welches einzelne Polypen im nervösen Zusammenhange miteinander stehen? Diese Frage beansprucht jedenfalls besonderes Interesse. Leider mußte ich die Untersuchungen über das Nervensystem gerade am interessantesten Punkte abbrechen, da die Umstände mir nicht erlaubten, die Arbeit zu Ende zu führen.

Soweit meine Untersuchungen an *Alcyonium* geführt wurden, haben sie in dieser Hinsicht ein negatives Resultat gegeben. Begreiflicherweise suchte ich nach Nervenelementen, welche ein solch koloniales System konstituieren könnten im Ectoderm des Cönosarks, da ja das Nervensystem der Polypen wesentlich ectodermal ist. In diesem Ectoderm dachte ich, verliefen vielleicht Nervenbahnen von einem Polypen zum andern. Nichts derartiges war aber zu finden; eine Nervenschicht,

Digitized by Google

wie sie im Ectoderm der Mundscheibe oder im oberen Teil des Schlundrohres entwickelt ist, fehlt dem Ectoderm des Cönosarks vollständig. Das Ectoderm, welches die Masse der Kolonie zwischen den Polypen bedeckt, weicht erheblich von dem der einzelnen Polypen ab. Die Zellen sind hier mehr cylindrisch und sogar möglicherweise von drüsigem Charakter. Das ganze Epithel hat ein sehr gleichförmiges Aussehen, indem es fast ausschließlich aus solchen Zellen besteht; nur wenige Nesselzellen kommen in ihm vor, so daß der ganze Charakter dieses Ectoderms nicht derart ist, daß man ihm nervöse Eigenschaften zuschreiben könnte.

Vielleicht könnten aber die einzelnen Polypen durch Nervenelemente der Gallerte oder des Entoderms im nervösen Zusammenhang stehen?

In der Gallerte konnte ich keine Nervenzellen finden, weder in den Polypen noch in der gesamten Koloniemasse. Die Zellen, welche in der Gallerte überall vorkommen, scheinen mir nach ihrem Aussehen, ihrer Lage und den Resultaten der Experimente von Pratt (s. darüber den Abschnitt: Gallerte und Gallertzellen, S. 524) nicht nervöser Natur zu sein.

Obgleich ich Ganglienzellen im Entoderm, wenigstens zwischen den entodermalen Muskelfasern der Septen sicher nachweisen konnte, so waren die Schwierigkeiten der Beobachtung doch zu groß, um die Verbreitung der Nervenelemente im Entoderm genauer festzustellen. Ich kann daher auch nichts Sicheres darüber sagen, ob es möglich ist, daß die einzelnen Polypen durch ein entodermales Nervensystem in Zusammenhang stehen.

Es ist aber nicht ausgeschlossen, daß zwischen den Polypen auch gar keine oder wenigstens keine direkten nervösen Verbindungen existieren, so daß die gesamte Kolonie überhaupt in nervöser Hinsicht nichts Einheitliches darstellt. Wenngleich die Polypen sich oft momentan und gleichzeitig in die Koloniemasse einstülpen, wäre es doch möglich, daß dies nicht durch nervöse Impulse hervorgerufen wird; man könnte sich nämlich vorstellen, daß alle Polypen unabhängig voneinander sich zusammenziehen, durch irgendwelche mechanische Ursachen dazu bewegt; z. B. könnte ein Stoß, welcher die ganze Kolonie erschüttert, oder die Bewegung, bzw. der Druck des Wassers außerhalb der Kolonie, womit auch die Veränderung des Druckes der Flüssigkeit innerhalb der Kolonie und den einzelnen Polypen im Zusammenhang stehen kann, eine gleichzeitige Zusammenziehung aller Polypen auf rein mechanischem Wege hervorrufen. Diese Vermutung schien auch Krukenberg (1887) plausibel, obschon er den nervösen

Digitized by Google

Zusammenhang für sehr wahrscheinlich hielt. Daß aber diese Vermutung für *Alcyonium* sehr nahe liegt, beweisen mir die Versuche, welche ich mit Kolonien von *Alcyonium* gemacht habe. Als ich nämlich irgendwelchen Polypen einer vollkommen ausgestreckten Kolonie stark, jedoch vorsichtig reizte, so daß die benachbarten nicht berührt wurden, so kontrahierte sich nur der direkt gereizte. Mit einem Pinsel konnte ich auf einem beliebig großen Fleck die Polypen zum Einziehen bringen, wobei diejenigen, welche außerhalb der von dem Pinsel getroffenen Stelle standen, ruhig ausgestreckt blieben. Sobald aber der ganze Stock, wenn auch nur einen leisen Stoß erlitt, kontrahierten sich sofort alle Polypen. Wenn die Kolonien, die zu diesen Untersuchungen dienten, nicht zufälligerweise durch irgendwelche Ursachen in ihrer Reizbarkeit geschwächt waren, was mir unwahrscheinlich erscheint, so kann man aus diesem Versuche nur schließen, daß ein nervöser Zusammenhang zwischen den Einzelpolypen in der Tat und im Einklang mit den histologischen Befunden entweder gar nicht existiert, oder daß er ein äußerst geringfügiger und mangelhafter ist.

So erscheint mir die Sache bei *Alcyonium*. Bei andern *Octocorallia*, wo die Kolonien ganz anders gebaut sind, wie z. B. bei den nicht festsitzenden Kolonien von *Veretillum* oder *Kophobelemnon* mit stark entwickelter Muskulatur in dem gemeinsamen Stamm, wird vielleicht auch ein koloniales Nervensystem vorhanden sein. Bei *Xenia* hat KRUKENBERG (1887) gefunden, daß bei Reizung eines Polypen auch die Polypen des Zweiges reagierten, welche vom Reiz nicht direkt getroffen waren, ja auch solche von andern Zweigen der verästelten Kolonie. Es scheint demnach bei *Xenia* eine Fortpflanzung des Reizes vorzukommen. Bei *Xenia* sind nach KRUKENBERG auch die Zweige der Kolonie kontraktionsfähig und bei der Reizung bestimmter Stellen der Kolonie reagieren darauf durch den Reiz auch nicht direkt getroffene Zweige, indem sie sich distal- oder proximalwärts krümmen. Bei *Xenia* macht es also den Eindruck, daß ein koloniales Nervensystem existiert. Zu diesem Schlusse neigt in der Tat KRUKENBERG, obschon er sogar in diesem Falle die rein mechanische Erklärung nicht vollkommen ausschließt.

IV. Die Gallerte und die Gallertzellen.

Die eigentliche Gallerte ist bei *Alcyonium* überall von gleicher Beschaffenheit, anscheinend strukturlos und homogen.

Interessanter als die Gallerte selbst sind die Zellelemente, welche in ihr vorkommen — die Gallertzellen. Solitäre Zellen in der Gallerte

Digitized by Google

treffen wir in allen Körperteilen des Polypen und im Cönosark, so dünn die Gallerte auch an einzelnen Stellen sein mag, so z. B. in der Gallertlamelle der Septen (Fig. 7 *glz*, Taf. XXIX). Die Schnitte zeigen, daß diese Zellen im Polypenkörper nicht in der Mitte der Gallertschicht liegen, sondern sich mit ihren langen und verzweigten Fortsätzen unmittelbar unter den beiden Epithelien und parallel denselben ausbreiten, dicht an sie angeschmiegt (Fig. 2 *glz*, Fig. 7, Taf. XXIX, in der Gallerte zwischen den Buchstaben dr_1 und dr_2, Fig. 3 *glz*, Taf. XXX).

Wir können in diesen Zellen (*glz*, Fig. 1 und 2, Taf. XXXI) einen centralen Körper unterscheiden, welcher den Kern enthält und gewöhnlich in einer Richtung gestreckt erscheint, sowie Fortsätze, die sich reichlich verzweigen und in welche der Körper unmerklich übergeht. Das Protoplasma erscheint bei oberflächlicher Betrachtung grobkörnig, beim aufmerksamen Zusehen macht es mehr den Eindruck wabiger Struktur. Der Kern ist ziemlich klein, meist eiförmig oder stäbchenartig und färbt sich intensiv und homogen. Die Fortsätze gehen entweder in mehreren Richtungen von der Zelle ab, oder der gestreckte Körper (Fig. 2, Taf. XXXI) geht in zwei entgegengesetzten Richtungen in zwei sehr lange, sich verzweigende Fortsätze über, wobei jeder von diesen auf dem Mauerblatte eine Länge von 160 μ erreichen kann. Die Fortsätze können ziemlich dick bis sehr fein sein, sich in ihrem Verlauf stellenweise mäßig erweitern und verjüngen; ihr Protoplasma ist von dem des centralen Körpers nicht verschieden. Am Mauerblatt konnte ich bemerken, daß die Fortsätze der Gallertzellen mit Vorliebe in der Richtung der entodermalen circulären Muskelfasern verlaufen. Besonders zahlreich sind die Gallertzellen hier in der Nähe der Ansatzlinie der Septen. Gerade hier kommen Gallertzellen vor, von deren Körper die Fortsätze nur in einer Richtung abgehen (Fig. 1 *glz*, Taf. XXXI) und zwar gegen die Ansatzlinie des Septums hin, rechtwinklig zu den longitudinalen, den Ansatzlinien der Septen parallelen Muskelfasern des Mauerblattes. Über diesen Muskelfasern geben diese Gallertzellen ihre Endzweige ab (solche Endzweige sieht man auf Fig. 1, Taf. XXXI vom rechten Rand der Zelle *glz* abgehen).

Wie diese Fortsätze enden, konnte ich nicht mit Sicherheit feststellen. In ihrer Hauptmasse ziehen sie parallel zur Fläche der Epithelien. Zuweilen aber schien es mir als ob einige Fortsätze mit ihrem Ende zur Oberfläche der Gallerte aufstiegen und hier mit einem kleinen Endplättchen aufhörten, wobei von diesem Plättchen wieder kleine Zweigchen abgingen (Fig. 1, Taf. XXXI, rechts unten, die beiden oberen Fortsätze der Zelle *glz*).

Digitized by Google

Wenn wir diese Zellen auf Schnitten verfolgen, so sehen wir, daß sie von der Gallerte nicht dicht umschlossen werden; es scheint vielmehr, als ob sie in einer Lücke der Gallerte liegen (Fig. 7, Taf. XXIX eine Zelle in der Gallerte, *gal*, zwischen den Buchstaben dr_1 und dr_2). Ob es sich in der Tat so verhält, oder ob die beschriebene Erscheinung nur die Folge der Fixation und der Zusammenziehung der nach Pratt amöboid beweglichen Gallertzellen ist, lasse ich dahingestellt.

Welche Rolle aber kommt diesen Gallertzellen zu?

Einer der älteren Forscher, Kölliker (1865), erblickt in ihnen Bindegewebszellen. Viele Forscher haben sie aber für Nervenzellen gehalten, wie wir schon in der Literaturübersicht erwähnten.

In neuerer Zeit hat Pratt (1902) die Frage über die Natur der Gallertzellen eingehender experimenteller Untersuchung unterworfen; dabei hat er gefunden, daß die Gallertzellen amöboid beweglich sind, indem sie Pseudopodien bilden. Er hat dem Seewasser, in dem lebende Kolonien von *Alcyonium* sich ausbreiteten, Karmin zugesetzt. Nach 4—7 Tagen ausgeführte feine Schnitte durch solche Kolonien haben gezeigt, daß Karminkörnchen an folgenden Stellen gefunden werden: 1) in den Zellen, welche die Kanäle in der Gallerte des Cönosarks bilden (»endoderm canals«), 2) in den Zellen, welche die soliden Zellketten der Gallerte bilden und endlich 3) in den fraglichen solitären Gallertzellen. Aus der Tatsache, daß die Karminkörnchen aus der Gastralhöhle der Polypen in Teile des Polypenstockes übertragen werden, welche von den Polypen entfernt liegen, und aus der weiteren Tatsache, daß auch die Entodermzellen amöboid sind, schließt Pratt, daß die Gallertzellen nichts andres seien als Entodermzellen, welche amöboid beweglich geworden und aus dem Epithel in die Gallerte eingewandert sind. Da der Reiz, welcher einen Polypen getroffen hat, nach Pratt auch auf die andern übergehen soll, schließt er weiter, daß die Impulse von einem Polypen auf den andern eben von dem System der Gallertzellen durch die Koloniemasse übertragen würden. Die Gallertzellen hätten also neben den Funktionen der Nahrungsaufnahme und der Excretion — auf welche die Anwesenheit der Karminkörnchen in ihnen hindeuten — noch nervöse zu verrichten. Sie sind nach Pratt »Neurophagocyten«. Eine solche niedere Stufe der Differenzierung soll sekundärer Natur sein, indem einige Entodermzellen ihren specifischen Charakter verloren hätten und zum primitiven amöboiden Charakter zurückgekehrt wären, womit sie wieder mehrere Funktionen verrichten könnten.

Wir haben schon gesehen, daß *Alcyonium* echte und sehr typische

Digitized by Google

Ganglienzellen und überhaupt ein wohlentwickeltes ectodermales und entodermales Nervensystem besitzt, weshalb die Gallertzellen jedenfalls nicht das eigentliche Nervensystem der Polypen darstellen können. Funktionieren sie aber neben den specifischen Nervenzellen als ein Teil des gesamten Nervensystems? Dienen sie vielleicht der nervösen Verbindung zwischen dem ectodermalen und entodermalen Nervensystem? Zur Entscheidung dieser Fragen haben wir keine Anhaltspunkte, da ihre histologische Beschaffenheit uns keine bestimmte Antwort darauf gibt. Jedenfalls weicht aber ihre Struktur in höchstem Grade von der der Ganglienzellen ab. Sie sind viel größer als Ganglienzellen, ihre Fortsätze haben einen ganz andern Charakter und ihr Protoplasma ein sehr abweichendes grobkörniges Aussehen. Ihre Lage spricht nicht dafür, daß sie eine nervöse Verbindung zwischen dem Ectoderm und Entoderm herstellen könnten: sie ziehen nicht quer durch die Gallerte, sondern liegen dicht unter den Epithelien. Die von PRATT erwiesene Fähigkeit der Gallertzellen, Karminkörnchen aufzunehmen und zu transportieren, spricht jedenfalls mehr gegen als für ihre nervöse Funktion. In Berücksichtgung der von *Alcyonium* erreichten histologischen Differenzierung und der Anwesenheit specifischer Ganglienzellen, erscheint es höchst unwahrscheinlich, daß daneben noch Zellen von einem so gemischten Charakter nervöse Funktionen verrichteten.

Ich vermute, daß die Frage über die nervöse Natur der Gallertzellen wohl sicher negativ entschieden wird, indem man mit vollkommeneren Methoden möglicherweise Nervenfasern entdecken wird, welche von den echten Ganglienzellen des Ectoderms durch die Gallertschicht zu den Ganglienzellen des Entoderms ziehen und zwar wohl hauptsächlich in der Region des Mundes aus dem Ectoderm des Schlundrohrs und der Mundscheibe in die Gallertlamelle der Septen zu deren Entoderm.

Nach PRATT soll der Reiz, welcher einen Polypen trifft, auf die benachbarten übertragen werden. Gerade dies bestimmt ihn zu der Annahme, daß die Gallertzellen der Reizleitung dienen, um so mehr, als er keine andern Nervenzellen bei *Alcyonium* kannte. Wie oben dargelegt wurde, vermag ich jedoch eine solche Reizleitung von Polyp zu Polyp nicht zu bestätigen.

V. Entoderm und das entodermale Nervensystem.

Charakter der Entodermzellen. Das Entoderm zeigt in den verschiedenen Regionen des Polypenkörpers keine besonderen Unterschiede. Es stellt überall ein sehr niedriges Epithel dar (Fig. 3, Taf. XXIX; Fig. 9, Taf. XXX) und zwar ist es mit Ausnahme des der Tentakel, ein

typisches Muskelepithel. Nur bei sehr starker Kontraktion werden die Zellen etwas höher (Fig. 2, Taf. XXIX). Besser als Schnitte zeigen uns Macerationspräparate die Form der Entodermzellen. Sie besitzen (Fig. 1, Taf. XXXI *ez*) einen flachen protoplasmatischen Leib mit einem langen Muskelfaseranhang, welcher die Länge von 300 μ erreichen kann, und tragen eine lange Cilie (*zl*). Der protoplasmatische Körper ist in der Richtung der Muskelfaser ausgezogen, meist zeigt er rhombische Umrisse; die Ränder der Zellen greifen über die benachbarten dachziegelartig hinüber.

Außer diesen Zellen beobachten wir nur noch große runde Zellen, vielleicht Drüsenzellen, welche man namentlich auf Totalpräparaten des Mauerblattes antrifft. Hier und da zerstreut finden sich auch Nesselzellen (Fig. 9 *n*, Taf. XXX); bei einigen fand ich den Faden der Nesselkapsel ausgeschleudert.

In diesem flachen Epithel gelingt es auf Schnitten nicht, Nervenzellen zu entdecken. Eine Nervenfaserschicht, wie sie im Ectoderm existiert, ist hier nicht nachzuweisen. Da es durch Maceration nicht gelang, das Entoderm isoliert vom Ectoderm zu erhalten, so war es mir unmöglich, festzustellen, ob das Entoderm allgemein mit Nervenzellen versehen ist oder nicht.

Ganglienzellen zwischen den Muskelfasern der Septen. Zwischen den entodermalen Muskelfasern der Septen aber konnte ich mehrmals recht deutliche und typische Ganglienzellen beobachten. Bei macerierten Polypen kann man leicht die Septen vom Mauerblatt abreißen und dann ihre Muskelfasern durch Zerzupfen mehr oder weniger voneinander isolieren. Man beobachtet auf solchen Präparaten äußerst feine Fäden, zwischen denen sich hier und da eine typische Ganglienzelle mit feinen und varikösen, sich verzweigenden Fortsätzen fand. Da diese Ganglienzellen denen des Ectoderms vollkommen glichen, so habe ich sie nicht besonders abgebildet.

Auf einem Flächenschnitt des Septums von *Alcyonium palmatum* sah ich einmal eine spindelförmige Zelle mit einer langen Faser, die wohl gleichfalls eine Ganglienzelle war (Fig. 4, Taf. XXX).

Wenn nun das Entoderm der Septen Ganglienzellen besitzt, so ist es mehr als wahrscheinlich, daß die Nervenzellen auch auf der übrigen Entodermfläche nicht gänzlich fehlen.

Anordnung der entodermalen Muskulatur. Da das Muskelsystem der *Octocorallia* bis jetzt nicht erschöpfend dargestellt wurde,

Digitized by Google

so will ich an dieser Stelle eine Beschreibung der entodermalen Muskulatur zufügen.

Die Tentakel, welche eine so starke ectodermale Muskulatur haben, besitzen ein Entoderm, welches im Gegensatz zu dem übrigen kein typisches Muskelepithel ist. Die Zellen sind hier zwar auch rechtwinklig zu der Tentakelachse angeordnet und in dieser Richtung etwas ausgezogen, zeigen auch schwache und unregelmäßige Fortsätze, besitzen jedoch keinen typischen Muskelfaseranhang. Die Kontraktion der Tentakel geschieht also mittelst der ectodermalen Muskulatur, ihre Ausdehnung wohl passiv, durch die Flüssigkeit, welche aus den andern Körperteilen eingepreßt wird, was demnach nur durch die ectodermalen, Längsmuskelfasern reguliert wird.

Die Mundscheibe besitzt eine sehr starke, die Mundöffnung circulär umziehende Muskulatur. Dieselbe ist entsprechend den acht Ansatzlinien der Septen in acht Muskelfelder geteilt.

Das Entoderm des Mauerblattes zeigt im Gegensatz zu seinem Ectoderm, welches keine Muskelfasern bildet, überall starke horizontal verlaufende Ringmuskelfasern. Im obersten, erweiterten Teil des Polypenkörpers ist diese Ringmuskulatur besonders stark und dient wohl dazu, um diesen Teil samt dem Tentakelkranz bei der Kontraktion des Tieres einzustülpen. Unmittelbar unterhalb der Tentakelbasen ziehen die horizontalen entodermalen Muskelfasern von einem Septum zum andern. Etwas weiter unten im Polypenkörper aber erreichen sie die Ansatzlinien der Septen nicht mehr, sondern zwischen den Muskelfaserenden und der Ansatzlinie verlaufen noch einige longitudinale (der Ansatzlinie der Septen also parallele) Muskelfasern, so daß die Mauerblattwand in jedem Octanten zwei schmale längsverlaufende und dazwischen ein breites horizontales Muskelband besitzt.

Das Schlundrohr hat eine wohlentwickelte circuläre entodermale Muskulatur und diese bildet seine ausschließliche Muskulatur, da seine Innenfläche keine Muskelfasern besitzt.

VI. Gastralfilamente.

Die Gastralfilamente sind bekanntlich bei *Alcyonium* zweierlei Art, zwei sogenannte dorsale und sechs ventrale. Das Epithel der ersteren ist vollkommen dem des Schlundrohres ähnlich und man hat auch entwicklungsgeschichtlich nachgewiesen, daß es denselben ectodermalen Ursprung hat, wie das Schlundrohrepithel. Ebensowenig wie im Epithel der unteren Hälfte des Schlundrohres gelang es mir in dem der dorsalen Gastralfilamente Nervenelemente zu finden. Man kann jedoch

Digitized by Google

kaum annehmen, daß sie hier vollkommen fehlen; wahrscheinlicher ist, daß sie, ebenso wie die Siphonoglyphe, welche dieselbe Funktion besitzt, d. h. einen Strom der Flüssigkeit in bestimmter Richtung im Polypeninnern zu erzeugen, der Nervenelemente nicht entbehren.

Ebensowenig glückte es mir, Nervenelemente in den ventralen Gastralfilamenten nachzuweisen. Auf Macerationspräparaten sieht man wohl hier und da Ganglienzellen, doch kann man nie sicher sein, daß sie in der Tat den Gastralfilamenten zugehören; denn sie könnten ebensogut von den Septen, von welchen man die Gastralfilamente nicht rein abpräparieren kann, herrühren. Da jedoch die Septen, deren freie Ränder die Gastralfilamente tragen, Nervenzellen besitzen, so dürfen wir wohl schließen, daß Nervenzellen auch in den Gastralfilamenten vorhanden sind, wenn auch vielleicht in geringer Zahl.

VII. Zusammenstellung der gewonnenen Resultate.

1) Das wohlentwickelte Nervensystem der Einzelpolypen von *Alcyonium digitatum* und *palmatum* ist hauptsächlich ectodermal.

2) Das ectodermale Nervensystem besteht aus multipolaren und bipolaren Ganglienzellen mit langen, äußerst feinen, varikösen, sich verzweigenden Fortsätzen und spindelförmigen Sinneszellen, welche mit ihrem dünnen distalen Ende über die Epitheloberfläche herausragen.

3) Die Ganglienzellen bilden mit ihren Fortsätzen einen sehr dichten Nervenplexus und zwar auf der Mundscheibe, auf den Oralflächen der Tentakel und in dem inneren Epithel (Ectoderm) des distalen Teiles des Schlundrohrs.

4) Auch die aborale Fläche der Tentakel ist nicht ohne Nervenelemente; wenigstens entlang der Basis der Tentakelfiederchenreihen sind einige Nervenfasern zu finden und Sinneszellen wurden auch in der Medianlinie der aboralen Fläche beobachtet.

5) Der Nervenplexus der erwähnten Körperteile erscheint auf Schnitten als distinkte Nervenschicht.

6) Diese Nervenschicht ist dort am stärksten entwickelt, wo die ectodermale Muskulatur stärker ist. So ist auf den Tentakeln die Nervenschicht hauptsächlich auf der Oralfläche entwickelt und ist hier über den seitlichen stärkeren Muskelzügen auch stärker.

7) Auf der Mundscheibe ist die Nervenschicht besonders stark längs den Ansatzlinien der acht Septen, längs welcher sich die Tentakelmuskeln mit ihren oralen Enden ansetzen.

8) Ferner verlaufen die Nervenfasern längs den Ansatzlinien der

Septen an die Mundscheibe parallel zueinander, nicht plexusartig, wie sonst auf der Mundscheibe; was den Eindruck macht, als ob längs den Septenansatzstellen acht radiäre Nervenzüge verlaufen, die vom Mund gegen den Scheibenrand zwischen den Tentakelbasen ziehen, ohne diesen Rand ganz zu erreichen. Da die seitlichen Muskelzüge der Tentakel an den Septenansatzlinien der Mundscheibe sich befestigen, wobei die Muskelzüge zweier benachbarter Tentakel hier zusammenstoßen, so kommt vielleicht den längs den Septenlinien hinziehenden Nervenzügen eine besondere Bedeutung zu.

9) Auf dem Mundscheibenrand ist noch ein andres, schwächeres System von Nervenfasern über den sogenannten intertentakulären Muskelfasern vorhanden.

10) Im Schlundrohr ist die Nervenschicht nur im distalen Teil nachzuweisen; sie reicht proximal bis zur Grenze, wo die Siphonoglyphe anfängt.

11) An den Ansatzlinien der Septen an das Schlundrohr ist diese Nervenschicht stärker als dazwischen.

12) Die Nervenschicht des Schlundrohres ist zusammengesetzt aus Fortsätzen der Ganglienzellen, welche denen der Tentakel und der Mundscheibe gleichen, und den proximalen faserartigen verzweigten Enden von Epithelzellen des Schlundrohres.

13) Im Epithel der Siphonoglyphe war keine Nervenschicht nachzuweisen.

14) Das Ectoderm des Mauerblattes enthält sehr große bipolare und multipolare Zellen mit langen Fortsätzen. Die Natur dieser Zellen blieb zweifelhaft. Unter ihnen findet man auch solche, die den typischen Ganglienzellen ähnlich sind.

15) Im Mauerblattectoderm konnten keine Nervenschicht und somit keine distinkten Nervenbahnen nachgewiesen werden. Die Nervenschicht fehlt hier wohl im Zusammenhang mit dem Mangel ectodermaler Muskulatur.

16) Im Ectoderm des Cönosarks gelang es nicht, Nervenfasern oder Nervenzellen zu entdecken.

17) Das physiologische Experiment scheint auf eine große Unabhängigkeit der Einzelpolypen voneinander in nervöser Beziehung hinzudeuten, so daß die Existenz eines kolonialen Nervensystems fraglich erscheint. Jedenfalls könnte das koloniale Nervensystem nur sehr unvollkommen sein.

18) In der Gallerte sind keine Ganglienzellen zu finden. Die ver-

Digitized by Google

zweigten großen Gallertzellen, welche hier vorkommen, dürften mit dem Nervensystem kaum etwas zu tun haben.

19) Sinneszellen fanden sich auf der Mundscheibe und auf den oralen und aboralen Tentakelflächen in der nächsten Nachbarschaft von Nesselzellen.

20) Die Einzelpolypen besitzen auch ein entodermales Nervensystem. Es konnten nämlich Ganglienzellen, die den ectodermalen Ganglienzellen ähnlich waren, zwischen den Muskelfasern der Septen mit Sicherheit nachgewiesen werden.

Moskau, im November 1907.

Benutzte Literatur.

1899. J. H. Ashworth, The structure of Xenia Hicksoni, nov. sp., with some observations on Heteroxenia Elizabethae Koell. Quarterly Journal of Microscopical Science. New Ser. Vol. XLII.

1901. P. Bujor, Sur l'organisation de la vérétille (Veretillum cynomorium (Pall.) Cuv. var. stylifera, Koell.). Archives de zoologie expérimentale et générale. T. IX. Serie 3e. Notes et Revue.

1883. W. A. Herdmann, On the structure of Sarcodictyon. Proceedings of the Royal Physical Society Edinburgh. Vol. VIII.

1895. S. J. Hickson, The anatomy of Alcyonium digitatum. Quarterly Journal of Microscopial Science. 1895. New Series. Vol. XXXVII.

1903. N. Kassianow, Über das Nervensystem der Alcyonarien. (Vorläufige Mitteilung.) Bergens Museums Aarbog.

1865. A. Koelliker, Icones Histologicae.

1872. — Anatomisch-systematische Beschreibung der Alcyonarien. Die Pennatuliden. Abh. Senckenberg. Naturforsch. Gesellschaft. Vol. VII—VIII. 1869—1872.

1887. A. Korotneff, Zur Anatomie und Histologie des Veretillum. Zool. Anzeiger. Vol. X.

1887. C. Fr. W. Krukenberg, Die nervösen Leitungsbahnen in dem Polypar der Alcyoniden. Vergl. physiolog. Studien, 2. Reihe, 4. Abt., 1. Teil. Heidelberg.

1870. G. Pouchet et A. Myèvre, Contribution à l'anatomie des Alcyonaires. Journal de l'anatomie et de la physiologie. p. 285.

1902. E. M. Pratt, The Mesogloeal Cells of Alcyonium (preliminary account). Zool. Anzeiger. Bd. XXV.

Digitized by Google

Erklärung der Abbildungen.

Die Abbildungen nach Macerationspräparaten, also Fig. 1, Taf. XXIX, Fig. 5*a*, 5*b*, 7, Taf. XXX und Fig. 1, Taf. XXXI sind mit Objekt 2 mm, Ölimmersion und Kompensationsocular 6 von ZEISS und mit Hilfe des Zeichenapparates gezeichnet. Fig. 2, 3, 4, 5, 7, Taf. XXIX, Fig. 3, 4, 6, 8, 9, Taf. XXX, Fig. 2, 3, Taf. XXXI mit demselben Objektiv und Kompensationsocular 4. Fig. 6, Taf. XXIX und Fig. 2, Taf. XXX sind Halbschemen. Fig. 1, Taf. XXX ist ein Schema. Alle Figuren beziehen sich auf *Alcyonium digitatum;* nur die Octanten *C* der Fig. 1, Taf. XXX und Fig. 4, Taf. XXX sind *Alcyonium palmatum* entnommen.

Tafel XXIX.

Fig. 1. Ectoderm der Tentakel nach Macerationspräparaten. g_{1-6}, Ganglienzellen; *s*, s_{1-4}, Sinneszellen; d_{1-3}, Deckzellen; *n*, Nesselzellen; n_1, Nesselzelle mit ausgeschleudertem Nesselfaden (nach unten) und mit einem feinen und verzweigten Fortsatz (nach oben); n_2, vermutlich junge Nesselzellen; *f*, Zellen, welche vielleicht den Nesselzellen den Ursprung geben; *np*, Nervenplexus über den Muskelfasern; m_{1-3}, Muskelzellen.

Fig. 2. Tentakelwand der Medianlinie der aboralen Fläche auf einem Längsschnitt durch den Tentakel. d_1, d_2, Deckzellen; *s*, Sinneszelle; *n*, kleinere Art der Nesselzellen; *N*, größere Nesselzellenart; *scl*, Hohlräume in der Gallerte, in welchen Sclerite sich befanden; *glz*, an das Entoderm angeschmiegte Gallertzelle; *ent*, Entoderm.

Fig. 3. Tentakelwand der Oralfläche, auf einem Tentakellängsschnitt. *ect*, Ectoderm; *d*, Deckzellen; *s*, s_1, Sinneszellen; *dr*, Drüsenzellen; dr_2, Drüsenzellen mit proximalwärts sich verzweigenden Fortsätzen; *g*, Ganglienzellen; *m*, ectodermale Muskelfasern; *ent*, Entoderm. Die Gallerte ist hier so dünn, daß sie kaum sichtbar ist.

Fig. 4. Ectoderm von den Seitenflächen der Tentakelbasis, von einer Stelle derselben entnommen, welche fast unmittelbar über der Ansatzlinie des Septums an die Mundscheibe liegt. Von einem Längsschnitt, welcher in der Septalebene durch den Polypen geführt ist. Das Ectoderm ist etwas von der Fläche getroffen. *d*, Deckzellen; *s*, Sinneszelle, auf der andern Seite des Nesselzellenquerschnittes eine zweite Sinneszelle; *g*, Ganglienzelle; *np*, Nervenplexus; *m*, schiefgeschnittene Längsmuskelfasern des Ectoderms; *Gal*, Gallerte. Entoderm ist nicht eingezeichnet.

Fig. 5. Ectoderm von den Seitenpartien der oralen Tentakelfläche, von der Fläche getroffen, auf einem Längsschnitt durch den Polypen. *m*, Muskelfasern; *nf*, den Muskelfasern parallel verlaufende Nervenfasern; *np*, Nervenplexus.

Fig. 6. Querschnitt durch den Tentakel, etwa in der Mitte der Länge desselben. Halbschematisch. *p*, Tentakelfiederchen im Längsschnitt getroffen; *or*, orale Fläche; *nf*, Nervenschicht über den Muskelfaserquerschnitten; *m*, Querschnitte durch die Längsmuskelfasern des Ectoderms; *abr*, aborale Fläche mit einigen Nesselzellen der größeren Art in der Medianlinie.

Fig. 7. Epithel von der Innenfläche (Ectoderm) des Schlundrohres an der Stelle, wo es aus dem Munde heraustritt. Auf einem Längsschnitt durch den

Digitized by Google

Polypen, welcher in der Septalebene geführt ist. dr_{1-3}, Drüsenzellen des Ectoderms; *nf*, Nervenschicht; gal, Gallerte. Zwischen dr^1 und dr^2 am Grunde des Epithels eine runde Zelle, vermutlich junges Stadium einer Drüsenzelle. Zwischen dr^1 und dr^2 in der Gallerte eine Gallertzelle in einem Hohlraum. *Glz*, Gallertzelle in der Gallertlamelle des Septums; *Lm*, Längsmuskelfasern des Septums; *Qum*, Transversale Muskelfasern des Septums, welches von der Fläche getroffen ist.

Tafel XXX.

Fig. 1. Verschiedene Flächenschnitte durch die Mundscheibe in einer schematischen Figur vereinigt. Die drei Octanten *A*, ein Octant *B* und zwei Octanten *C* entsprechen verschiedenen Niveaus der Mundscheibe und verschiedenen Kontraktionszuständen der letzteren. In den Octanten *A* ist die Mundscheibenfläche nur über den Ansatzlinien der Septen getroffen. Die zwischen diesen Septallinien liegende gewölbte Mundscheibenfläche ist vom Messer abgetragen worden. Octanten *C* stellen die Querschnitte durch die Tentakelbasen unmittelbar über der Mundscheibe von *Alcyonium palmatum* dar. Die blaue Farbe soll die ectodermale Nervenschicht der Mundscheibe andeuten. *x*, Grenze, bis zu welcher die Nervenschicht längs der Septallinien gegen den Mundscheibenrand sich ausdehnt. *Mo*, Mundöffnung; *p*, Tentakelfiederchen; *m*, intertentaculare Muskelfasern auf einer Randleiste (bei *Alcyonium palmatum*); *m*, Querschnitte der Längsmuskelfasern auf der oralen Tentakelfläche; *y*, verdickte Stellen in der aboralen Tentakelwand und in dem Mauerblatt, in welchem Sclerite sich befinden; *z*, ein Stück Mundscheibenfläche zwischen den Ansatzlinien der Septen.

Fig. 2. Rechte Hälfte eines Längsschnittes durch den obersten Teil eines Polypen, welcher von dem Schnitt genau in der Septumfläche getroffen ist. *Si*, Siphonoglyphe; *Mr*, Schlundrohrepithel (Ectoderm); *x*, Grenze, bis zu welcher sich das Schlundrohrepithel auf die Mundscheibe ausdehnt; *Pr*, Mundscheibe; *nf*, Nervenschicht; *Mbl*, Mauerblatt; *Spt*, Septum von der Fläche getroffen; *blau*, Nervenschicht des Schlundrohres, der Mundscheibe und des Mundscheibenrandes zwischen *a b*).

Fig. 3. Mundscheibenrand auf einem Längsschnitt durch den Polypen. Dieselbe Stelle wie die rechts von der Linie *a b* der Fig. 2, Taf. XXX, bei stärkerer Vergrößerung. *m*, Querschnitte der Muskelfasern, welche von einem Tentakel auf den anderen übergehen (intertentaculäre Muskelfasern); *n*, Nesselzellen (die untere von ihnen im Querschnitt); *dr*, Drüsenzelle; *d*, Deckzelle; *glz*, Gallertzelle dicht am Entoderm; *Spt*, Längsmuskelfasern des Septums; *nf*, Nervenfasern über den intertentaculären Muskelfasern; *gal*, Gallerte.

Fig. 4. Ein Stück des Septums von *Alcyonium palmatum* auf einem Schnitt von der Fläche getroffen. Auf den Muskelfasern liegt eine Ganglienzelle. *n*, Nesselzelle des Entoderms.

Fig. 5*a*. Maceriertes Epithel von der Innenfläche des Schlundrohrs (Ectoderm). *nz*, Epithelzellen, welche in lange Fasern auslaufen (Nervenzellen); *stz*, Stützzellen; *dr*, Drüsenzelle.

Fig. 5*b*. Nervenschicht des Schlundrohrectoderms nach Macerationspräparaten. *g*, Ganglienzelle; *m*, entodermale Epithelmuskelzelle des Schlundrohres.

Fig. 6. Mundscheibenrand längs der Ansatzlinie des Septums auf einem

Digitized by Google

Längsschnitt durch den Polypen. Die Stelle, von welcher die Abbildung entnommen ist, würde etwa zwischen *x* und *Pr* auf Fig. 2, Taf. XXX liegen. *nf*, Nervenschicht; *g*, Ganglienzellen; *s*, Sinneszellen; *d*, Deckzellen; *Ect*, Ectoderm; *gal*, Gallerte; *Spt*, Muskelfasern des Septums.

Fig. 7. Nervenplexus der Mundscheibe (Nervenschicht der Schnitte) nach Macerationspräparaten. *g*, Ganglienzellen; *d*, Deckzellen; *n*, Nesselzellen.

Fig. 8. Mundscheibenrand (dieselbe Region wie Fig. 3, Taf. XXX) von der Fläche auf einem zum Scheibenrand tangentialen Schnitt. *TH*, Tentakelhöhlen (links und rechts); *Ect*, Ectoderm; *Ent*, Entoderm der Tentakelhöhlen; *g*, Ganglienzelle; *m*, Muskelfasern, über welchen man einige feine Nervenfasern sieht.

Fig. 9. Mundscheibenrand und die Ansatzstelle des Septums von einem Längsschnitt durch den Polypen. *m*, Querschnitte der Muskelfasern; *dr*, Drüsenzellen; *S*, Sinneszellen; *d*, Deckzellen; *nf*, Nervenschicht; *Ect*, Ectoderm; *Ent*, Entoderm; *n*, Nesselzelle des Entoderms; *Spt*, Septumlamelle.

Tafel XXXI.

Fig. 1. Ectoderm des Mauerblattes, von innen gesehen, wie es auf abgefallenen Stücken der Macerationspräparate studiert werden kann. d^1, Deckzelle mit fußähnlichem Fortsatz; *d*, Deckzellen; c^{1-3}, bipolare Zellen mit feinen Fortsätzen; *g*, eine solche, die einer Ganglienzelle ähnelt; *b* und *z*, Zellen, die am Grunde des Epithels liegen; *h*, multipolare Zelle mit feinen Fortsätzen; *nz*, Nesselzellen; *n*, der Kern einer Nesselzelle; *glz*, Gallertzelle; *ez*, Entodermzelle; *zl*, Cilie der Entodermzelle. Über dem Ectoderm liegt eine Gallertzelle (*glz*) und über dieser letzteren eine Entodermzelle (*ez*).

Fig. 2. Ein Flächenschnitt von der Wand des Schlundrohres, welcher schief durch alle Schichten dieser Wand durchgegangen ist. *Ect*, Ectoderm; *k*, k^1, Kerne des Schlundrohrectoderms; *g*, Ganglienzelle in der Nervenschicht; *dr*, Zellen, die am Grunde des Epithels liegen (wohl junge Drüsenzellen); *nf*, Nervenschicht; *gal*, Gallerte; *glz*, Gallertzelle; *Ent*, Entoderm, aus circulär angeordneten Muskelzellen bestehend.

Fig. 3. Wand des Schlundrohrs, wo das Ectoderm als Siphonoglyphe ausgebildet ist, auf einem Längsschnitt durch das Schlundrohr. *Ect*, Siphonoglyphenepithel; *gal*, Gallerte; *Ent*, *Entoderm*.

Digitized by Google

Untersuchungen über die sogenannten Urnen der Sipunculiden.

Von

W. Selensky.

(Aus dem zoologischen Institut zu Heidelberg.)

Mit Tafel XXXII—XXXV und sechs Figuren im Text.

Einleitung.

Die merkwürdigen Gebilde, die man in so großen Mengen in der Leibesflüssigkeit der Sipunculiden findet, und als Urnen, Töpfchen oder »coupes ciliées« bezeichnet, haben seit jeher die Aufmerksamkeit und das Interesse der Forscher erregt, sowie Anlaß zu sehr verschiedenen, sich widersprechenden Ansichten gegeben. Sie werden gedeutet als parasitische Infusorien, parasitische Mesozoen und als eigentümliche Organiten, d. h. Bestandteile der Sipunculiden selbst; das sind die Hauptmeinungen, welche über die Natur der Urnen vorliegen. Keine dieser Auffassungen dürfte aber bis jetzt genügend begründet und endgültig bewiesen sein. Das veranlaßte mich, Bau und Entwicklung dieser merkwürdigen Gebilde aufs neue genau zu untersuchen, um über ihre wirkliche Natur möglichst ins klare zu kommen.

Während eines Aufenthalts an der Zoologischen Station zu Neapel im Herbst 1906 sammelte ich das Material für die vorliegende Arbeit. Es ist mir eine angenehme Pflicht, der Verwaltung der Station für die mir erwiesene Gastfreundschaft und das liebenswürdige Entgegenkommen bestens zu danken.

Die Untersuchung wurde im Zoologischen Institut zu Heidelberg ausgeführt. Es sei mir gestattet, Herrn Professor BÜTSCHLI für die Hilfe und Teilnahme, welche er meiner Arbeit entgegenbrachte, meinen aufrichtigsten Dank zu äußern. Herrn Professor SCHUBERG bin ich für die mir erteilten Hinweise und Ratschläge aufs tiefste verpflichtet.

Digitized by Google

Historisches.

Wir wollen hier nur das Wesentliche, was über die Natur der Urnen geäußert wurde, zusammenfassen; die Einzelheiten dagegen werden an den betreffenden Stellen ihre Berücksichtigung finden.

KROHN (1851) machte zuerst auf die Urnen von *Sipunculus nudus* aufmerksam; er hielt sie für parasitische Infusorien. Diese Ansicht wurde von vielen späteren Autoren, wie FABRE-DOMERGUE (1886), C. VOGT und YOUNG (1888), angenommen und noch 1890 von W. WAGNER vertreten. FABRE-DOMERGUE (1886) beschrieb die *Sipunculus*-Urnen als besondere Infusorienart, die ihren abnormen Körperbau wohl den eigentümlichen Lebensverhältnissen in der Leibeshöhle ihres Wirtes verdanke; er glaubte sie den Peritrichen anreihen zu dürfen, indem er sie *Pompholyxia sipunculi* nannte.

Die parasitische Natur der Urnen schien so klar zu sein, daß BALBIANI (1887), der sich übrigens (wie auch HENNEGUY) nicht über ihre systematische Stellung äußert, seiner Meinung in folgenden Worten Ausdruck gibt: »En 1884, j'ai eu avec M. HENNEGUY l'occasion d'examiner des siponcles vivants adressés de Bordeaux et, du premier coup d'œil, nous avons reconnu, qu'il s'agissait de parasites. On ne peu même comprendre comment cela aie pu faire question.«

Dennoch hatten bereits KEFERSTEIN und EHLERS (1861) die parasitische Natur der Urnen bezweifelt und sich einer andern Ansicht genähert, der nämlich, daß es sich um Bestandteile des *Sipunculus* handle. Diese Ansicht wurde von A. BRANDT (1871) auf Grund genauerer Beobachtungen angenommen, indem er gleichzeitig vermutete, daß den Urnen (oder Töpfchen, wie er sie nennt), eine nicht unwesentliche Funktion zukäme. Sie könnten nämlich der Ernährung dienen, da sie, »wie die Schaufeln einer Mischmaschine«, die Blutkörperchen untereinander mischten. Auch RAY LANKESTER (1873) und CUÉNOT (1891, 1900, 1902) erachten die Töpfchen für Elemente des *Sipunculus*. Die letztgenannten Autoren fanden auch an den Wänden der Blutgefäße besondere fixe Urnen, die sie für Entwicklungsstufen der freischwimmenden erklärten.

Die Infusorienhypothese konnte nicht länger festgehalten werden, da es, insbesondere nach den Untersuchungen von BRANDT (1871), recht zweifelhaft schien, daß die Gebilde wirklich einzellig wären. BÜTSCHLI (1889, S. 1689), der den derzeitigen Stand der Frage in BRONNS Klassen und Ordnungen des Tierreichs resümiert, hielt die Infusoriennatur der Urnen für zweifelhaft.

In den neunziger Jahren suchten KUNSTLER und GRUVEL eine ganz neue und originelle Auffassung zu begründen, daß nämlich die Urnen parasitierende Mesozoen seien. In einer Reihe kurzer Berichte setzten die genannten Autoren ihre Ansichten auseinander, die schließlich DELAGE in seinem »Traité de Zoologie concrète« (1899), nach mündlichen Mitteilungen der Autoren, zusammenfaßte und mit einigen Zeichnungen erläuterte. Die erwähnten Autoren basieren ihre Ausführungen hauptsächlich auf die von ihnen beobachteten Entwicklungsvorgänge. Bei dem vermutlichen Parasiten des *Sipunculus nudus*, dem nach DELAGE's Vorschlag der Name *Pompholyxia* (FABRE-DOMERGUE) verbleiben müßte, sollen sich von der »vésicule sombre« (Boden des Töpfchens nach BRANDT's Bezeichnung), der Mutterzelle, durch Knospung entstehende »Genitalzellen« ablösen, von denen jede sich zu einer neuen Urne entwickle. Das jüngste, von KUNSTLER und GRUVEL gefundene Entwicklungsstadium wäre aus zwei, »von einer gemeinsamen vacuolären Protoplasmaschicht umgebenen« Zellen zusammengesetzt, von denen die eine bei der weiteren Entwicklung zu der »vésicule claire« (Kuppel), die andre zu der »vésicule sombre« der ausgebildeten Urne (Boden, Wimperscheibe) mit ihrem bewimperten Rande werde. Im erwachsenen, ganz reifen Zustand werde der Parasit bedeutend größer und nähme dann eine in der Längsachse abgeplattete und in der Quere erweiterte Gestalt an. Der geschlechtsreife Parasit könnte also, nach den Autoren, mit einer abgeplatteten Gastrula verglichen werden, deren Blastopor sehr erweitert und von einem Wimperrande umgeben wäre, und deren Urdarm dementsprechend eine kaum merkbare Einsenkung darstellte. Diese Einsenkung wäre von einer Schicht von Zellen ausgekleidet, den »Genitalzellen«, welche alle aus der »vésicule sombre« durch Knospung entstehen sollten; letztere „vésicule" wäre noch im Centrum dieser eigentümlichen »Entodermschicht« wahrnehmbar.

Noch größere Ähnlichkeit mit einer Gastrula sollte der Parasit von *Phymosoma* (»coupes ciliées« der Autoren) zeigen, dem DELAGE provisorisch den Namen *Kunstleria gruveli* gab. Auch hier wäre eine große »vésicule claire« vorhanden, welche an einer Stelle eine ziemlich tiefe Einsenkung zeigt; die äußere, konvexe Oberfläche dieser Blase ist von einer Schicht von Zellen („vésicules claires" der Autoren) bekleidet, welche eigentlich von der großen »vésicule claire« entstanden sein sollten. Der Urmund wäre von einem bewimperten Rande, bzw. einer Wimperzelle umgrenzt, und die Einsenkung, bzw. der Urdarm, mit einer Schicht von »Genitalzellen« ausgekleidet. Ursprünglich sollte

Digitized by Google

sich an der Stelle dieses »Entoderms« eine einzige Mutterzelle, bzw. »vésicule sombre« befinden, welche im Vergleich zu der »Urentodermzelle« von *Pompholyxia* in der ausgebildeten »Entodermschicht« von ihren Tochterzellen nicht zu unterscheiden wäre, da letztere nicht durch Knospung, sondern durch Teilung der Mutterzelle entstehen sollten.

Die primitive Organisation dieser vermeintlichen Organismen veranlaßte die erwähnten Autoren sie als Mesozoen zu deuten, als Orthonectiden etwa, welche sich unter dem Einfluß besonderer Lebensweise vom Typus entfernt hätten. Übrigens bemerkt DELAGE, es wäre vielleicht richtiger, sie dem *Pemmatodiscus* zu nähern.

Weit größer noch wäre die theoretische Bedeutung dieser gastrulaartigen Organismen im Sinne der generellen Morphologie. Nach KUNSTLER und GRUVEL soll bei den Urnen das vermutliche Entoderm nicht der Ernährung, sondern vor allem der Fortpflanzung dienen. »C'est un fait d'un interrêt théorique réel qui vient apporter un solide appui aux considérations embriogéniques d'après lesquelles on a déjà pu affirmer que les premières gastrula méritaient, sans doutes, le noms de *génito-gastrula*, le rôle primitive de l'entoderme étant essentiellment reproducteur« (1899, S. 521). In der Tat würde hiermit eine reelle Grundlage für die Genitogastrula-Theorie von GÖTTE und SALENSKY geliefert, denn die Urnen würden für diese Theorie von derselben Bedeutung sein, wie die Gastrula oder Parenchymula für die Gastraea- oder Parenchymellatheorie, mit dem Unterschied allein, daß in den Urnen ein Vorbild der Genitogastrula in der wirklichen Natur, und zwar in Form eines ausgebildeten Wesens, erhalten wäre. Aber es müßte vorerst festgestellt werden, daß es sich wirklich um selbständige Organismen handelt, und daß die »genitalen Entodermzellen« der vermeintlichen gastrulaartigen Organismen tatsächlich Fortpflanzungszellen sind. Leider ist die angekündigte ausführliche Arbeit von KUNSTLER und GRUVEL, in welcher man einleuchtende Beweise für ihre Auffassung erwarten durfte, noch nicht erschienen. Auf manche Punkte der Darstellungen von KUNSTLER und GRUVEL werden wir weiter zurückkommen.

1899 und 1900 untersuchte METALNIKOFF die Physiologie und Entwicklungsgeschichte der Urnen näher und erklärte sich weder mit der Ansicht KUNSTLERS und GRUVELS einverstanden, noch mit der parasitären Natur der Urnen überhaupt. Er schließt sich den Meinungen KEFERSTEINS und EHLERS, BRANDTS, RAY LANKESTERS u. a. an, indem er die Urnen als Formelemente des Blutes der Sipunculiden, und zwar als eigentümliche Phagocyten deutet, welche allerlei im Blute

Digitized by Google

suspendierte Elemente ansammeln und teilweise verzehren. METALNIKOFF fand eine ganz andre Entwicklungsweise der Urnen als die obenerwähnte; die fixen Urnen nämlich, welche RAY LANKESTER und CUÉNOT an der Außenseite der Blutgefäße beobachtet hatten und die nach METALNIKOFF nicht außen, sondern der Innenwand der Gefäße aufsitzen, seien den frei in der Leibeshöhle schwimmenden völlig gleich, »sowohl der Struktur nach, als auch deswegen, daß sie Blutkörperchen und verschiedene Farbstoffe aufzehren«. Ein solches Gebilde erscheine zunächst als ein kleiner, aus zwei Zellen bestehender Auswuchs der Gefäßwand und nehme im weiteren Verlaufe der Entwicklung die Gestalt eines Töpfchens an, welches sich später von der Gefäßwand ablöse und frei im Hohlraum des Gefäßes herumschwimme. Die Frage, wie die an der Innenwand der vollkommen geschlossenen Gefäße entstehenden Urnen in die Leibeshöhle gelangen, ließ METALNIKOFF offen.

Wenn nun die Urnen keine Parasiten, sondern Erzeugnisse der Sipunculiden sind, so wird es auch nötig, ihre Funktion im Organismus zu erklären. CUÉNOT (1891, 1900, 1902) und HÉRUBEL (1902) haben die Urnen hauptsächlich vom physiologischen Gesichtspunkte aus studiert. Die experimentellen Untersuchungen HÉRUBELS (1902) beziehen sich auf fixe Urnen (und auch Chloragogenzellen) von *Phascolosoma*, die am aufsteigenden Darmteil zwischen den Chloragogenzellen sitzen und sich durch ihre Gestalt, nicht aber in ihrer Funktion, von denen des *Sipunculus nudus* unterscheiden. Diese Gebilde sind nach HÉRUBEL Erzeugnisse des Peritonealgewebes, welche, wie schon von manchen Autoren hervorgehoben wurde, allerlei in der Leibeshöhle schwebende Partikel eifrig aufsammeln, mithin zur Reinigung des Cöloms dienen. Sie wären sogar imstande die aufgesammelten zelligen Elemente zu verdauen. Die freischwimmenden Urnen von *Phascolosoma varians* und *Phymosoma* sollen nach diesen Angaben, insbesondere denen CUÉNOT's (1900, 1902), in innigstem genetischen Zusammenhang mit den festsitzenden stehen, da letztere sich von der Darmwand ablösten und in der Leibeshöhle vermittels ihrer starken Cilien lebhaft herumschwämmen.

Das Vorhandensein solcher an der Darmwand sitzender Urnen wurde bei vielen Sipunculiden von verschiedenen Autoren bewiesen; bei *Phascolion* von THÉEL (1875), bei *Aspidosiphon* von SLUITER (1881) und SELENKA (1883), bei *Phascolosoma* und *Phymosoma* von CUÉNOT (1900), bei *Sipunculus gouldii* von ANDREWS (1890), der diese Gebilde »Pseudostoma« nannte, und bei *S. arcassonensis* von

Cuénot (1902); bemerkenswert ist, daß bei diesen *Sipunculus*-Arten weder an der Gefäßwand, noch in der Leibesflüssigkeit Urnen solcher Art, wie sie bei *Sipunculus nudus* vorkommen, vorhanden sind. Nicht alle *Sipunculiden*-Arten, die fixe Urnen enthalten, besitzen gleichzeitig auch freischwimmende, letztere können, wie z. B. bei *Aspidosiphon*, fehlen.

Angesichts dieser Verbreitung der Gebilde und ihrer Fähigkeit allerhand in der Periviscerälflüssigkeit schwebende Körperchen aufzusammeln und zu agglutinieren, erklärte sie Cuénot (1902) als Organe, die eine wichtige Rolle bei der Reinigung der Cölomflüssigkeit spielten; gleichzeitig korrigierte er seine frühere Behauptung (1891), daß die Urnen keine andre Funktion hätten, als die Blutflüssigkeit umzurühren. Unter der Bezeichnung »organes agglutinants« und »organes cilio-phagocytaires« faßte er (1902) die Urnen der Sipunculiden, die der Synaptiden und die Nephridialtrichter der Anneliden zusammen; alle diese Gebilde wären durch das Vorhandensein eines Wimperapparates charakterisiert und besäßen das Vermögen die in der Leibeshöhle suspendierten Körperchen zu agglutinieren und somit die Periviscerälflüssigkeit zu reinigen. In physiologischer Hinsicht dürften diese Organe daher miteinander verglichen und in eine Reihe geordnet werden: die Urnen der Sipunculiden schienen kaum wesentlich (physiologisch) von denen der Synaptiden verschieden zu sein; erstere sollten zu den »organes cilio-phagocytaires« (Wimpertrichter der Nephridien) von *Nereis, Glycera* und der Hirudineen hinüber führen; diese wieder seien in physiologischer Hinsicht den »filtres nephridiens« von *Rhynchelmis, Henlea* und *Branchiobdella* ähnlich.

Andre Autoren fahren indessen fort, die Urnen als Parasiten zu betrachten. Gineste (1901,2) widmete den obenerwähnten Ausführungen Metalnikoffs einen kritischen Aufsatz. Leider konnte ich mir die andren Notizen (1901,1, 1903,1—4) des genannten Autors, welche wohl seine eignen Beobachtungen über die Urnen enthalten, trotz vieler Bemühungen nicht beschaffen. Aus der erwähnten (1901,2) Notiz ließe sich jedoch schließen, daß Gineste ein Anhänger der von Kunstler und Gruvel vorgetragenen Auffassung ist. Neben einigen Bemerkungen, die für die Entscheidung der Hauptfrage von untergeordneter Bedeutung sind, und die wir deswegen nicht berücksichtigen wollen, erhebt Gineste auch schwerwiegende Bedenken gegen die Angaben Metalnikoffs, und zwar vor allem solche, die sein Hauptargument angreifen, nämlich das Entstehen der Töpfchen an der Gefäßwand. Abgesehen davon, daß ein Entwicklungsvorgang,

Digitized by Google

wie ihn Metalnikoff dargestellt hat, nach Gineste an und für sich nicht leicht begreiflich wäre, könnte er, wie Gineste behauptet, für ein Gewebe kaum von Belang sein. Außerdem wirft Gineste Metalnikoff vor, daß seine Zeichnungen kaum zum Verständnis eines so wichtigen histogenetischen Vorganges dienen könnten, weshalb man annehmen müsse, daß dem »argument manque totalment de clarté«. Metalnikoff hätte auch nicht gezeigt, in welcher Weise die abgelösten Töpfchen aus den Gefäßen in die Leibeshöhle übergingen. Seine Kritik schließt Gineste folgendermaßen: »En resumé, il ressort des recherches de Metalnikoff que la notion d'élément phagocytaire que cet auteur attache aux Urnes des siponculides, éléments multicellulaires et plurinucléés, n'éclaircit pas d'avantage la question déjà si complexe de ces formations. Elle ajoute simplement une interprétation de plus aux idées jusqu'ici formulées, interprétation qui ne satisfait pas d'avantage l'ésprit et qui ne semble pas susceptible de resister longtemps à une analyse attentive«.

Um so mehr würde also eine derartige eingehende Analyse wünschenswert sein. In jüngster Zeit scheint Ladreyt (1904) eine solche unternommen zu haben. Leider liegt bis jetzt nur ein kurzer, eine Druckseite umfassender Bericht vor, worin er mit wenigen Worten die Entwicklung der Urnen an den Gefäßwänden beschreibt und zu folgenden Schlüssen kommt: die Urnen seien keine Parasiten, sondern Organiten, welche sich vom Körper des *Sipunculus* ablösen; sie seien auch keine Phagocyten, da sie keine fremde Körperchen ins Innere aufnehmen.

Material und Untersuchungsmethoden.

Um eine große Anzahl freier Urnen zu erhalten, schneidet man einen *Sipunculus* oder eine *Phymosoma* auf und läßt die Leibesflüssigkeit in eine Glasdose ablaufen; nach kurzer Zeit (etwa 10—15 Minuten) sinken die Geschlechtsprodukte, membranösen Blasen, die Mehrzahl der Blutkörperchen und sonstige in der Blutflüssigkeit suspendierte Elemente zu Boden; die Urnen dagegen schwimmen nach oben und sammeln sich in großen Mengen in den oberflächlichen Schichten an, wo nur eine verhältnismäßig geringe Anzahl Blutkörperchen, Spermien usw. suspendiert bleibt. So können die Urnen ohne Schädigung für ein paar Tage lang erhalten werden. Wenn man sie aber von den übrigen Bestandteilen der Cölomflüssigkeit möglichst sorgfältig isoliert und ins Dunkle bringt, so können sie auch längere Zeit am Leben bleiben. Dies ermöglicht es, für die Untersuchung stets frische Urnen auf den

Objektträger zu bringen, sowie Experimente an lebenden Urnen, z. B. mit verschiedenen Farbstoffen, anzustellen.

Für die Untersuchung der Entwicklung der Urnen von *Sipunculus nudus* wurde der Oesophagus nebst Tentakelkranz mit den sogenannten Blutgefäßen herauspräpariert, in ausgestrecktem Zustande vermittels Kaktusnadeln befestigt und sodann fixiert. In ähnlicher Weise wurde auch der aufsteigende Darmteil von *Phymosoma* und *Aspidosiphon* behandelt, um die fixen Urnen dieser Sipunculiden zu studieren. Zunächst wurde aber der Darm 3—5 Minuten lang in Seewasser mit feinem Karmin oder Tusche gebracht, welche Farbstoffe die Urnen eifrig aufspeichern und dann leicht aufgefunden werden können.

Zur Fixierung wurden verschiedene Gemische verwendet. Die besten Resultate lieferten osmiumsäurehaltige Gemische, nämlich das Flemmingsche und das Hermannsche. Auch Pikrinschwefelsäure (nach Kleinenberg) erwies sich für die freien *Sipunculus*-Urnen nicht schlecht, da nach dieser Konservierung schärfere Farbendifferenzierungen erzielt werden konnten; cytologische Details konnten dagegen kaum wahrgenommen werden. Die verschiedenen Sublimatlösungen ergaben keine guten Resultate. Nur für die am Darm sitzenden Urnen von *Phymosoma* und *Aspidosiphon* erwies sich Gilsonsche Lösung als günstig. Für die Gefäße mit den fixen Urnen von *Sipunculus nudus* lieferte Alkohol-Essigsäure nach Carnoy sehr gute Resultate.

Die Urnen wurden sowohl lebend als an Dauerpräparaten (in Wasser, Glyzerin und Kanadabalsam) und in Schnittserien untersucht. Bei Kanadabalsam-Totalpräparaten wurden unter das Deckgläschen feine Glasfädchen gebracht, so daß man die Urnen umdrehen und von allen Seiten betrachten konnte. Zur Überführung durch die Alkohole, Xylol bis in Kanadabalsam, bzw. zur Einbettung in Paraffin, bediente ich mich teils der von Caullery und Chappelie (1905) beschriebenen Glasröhrchen, als auch derer, die im Zoologischen Institut zu Heidelberg für Behandlung kleinster Objekte verwendet werden. Die beiden Röhrchen unterscheiden sich kaum wesentlich voneinander: die Hauptsache ist die, daß ein kleines Röhrchen an einem Ende mit Müller-Gaze verschlossen wird, durch die die Flüssigkeiten frei hindurchdringen können, während das Objekt durch das feine Seidennetz nicht durchschlüpfen kann. Das Röhrchen mit dem Objekt kann also successiv aus einer Flüssigkeit in die andre bis in Kanadabalsam oder Paraffin, übertragen werden. Da die membranöse Kuppel der *Sipunculus*-Urnen sehr leicht zusammenschrumpft, so müssen diese Objekte mit großer

Digitized by Google

Vorsicht und ganz allmählich durch die Alkohole, Xylole und besonders in Paraffin überführt werden. Auch eine allmähliche Steigerung der Temperatur bei der Einbettung ist, wie ich mich überzeugen konnte, von großer Bedeutung; ich stellte deswegen das Gläschen, welches die Urnen enthielt, mit Xylol auf den Wärmeschrank, brachte dann die Urnen successiv in Xylol-Paraffin-Mischungen, welche $^3/_4$ und $^1/_4$, $^1/_2$ und $^1/_2$, $^1/_4$ und $^3/_4$ usw. Volumen Xylol und Paraffin enthielten, bis in reines Paraffin, wo ich sie $^1/_2$ bis 1 Stunde ließ (indem das Paraffin mehrmals gewechselt wurde), so daß die Urnen im Ganzen der Einwirkung der erhöhten Temperatur nur $1^1/_2$ bis höchstens 2 Stunden ausgesetzt waren. Das ganze Verfahren dagegen, vom Wasser bis zum Paraffin nahm 5—7 Tage in Anspruch. Auf diese Weise gelang es, ganz gute Resultate zu erzielen, indem eine unregelmäßige Schrumpfung vermieden wurde. Vermutlich kann diese Methode bei Behandlung leicht schrumpfender kleiner Objekte recht gute Dienste leisten.

Zur Färbung wurden folgende Methoden verwendet. Für Totalpräparate (nach Fixierung mit Flemmingschen und Hermannschem Gemisch) Osmiumsäure ($^1/_4$%ig), dann Holzessig; Einschließung in Wasser, Glyzerin oder Kanadabalsam. Für die Schnitte: Delafields Hämatoxylin und Eosin; dasselbe und Nachfärbung mit Säurefuchsin + Pikrinsäure nach van Gieson; Eisenhämatoxylinfärbung nach Heidenhain; Eisenhämatoxylinfärbung nach Weigert-van Gieson.

Um eine scharfe Kernfärbung und gleichzeitig die erforderliche Differenzierung des Plasmas, Bindegewebes und der Muskelfasern zu erhalten, wendete ich folgende Methode an. Da mein bestes Material mit Flemmingschen und Herrmannschen Lösungen konserviert worden war, nach denen sich Karminfärbungen nicht eignen, so versuchte ich diese mit Erfolg durch Safranin zu ersetzen und die Schnitte hierauf mit der Blochmannschen Flüssigkeit nachzufärben. Die Schnitte wurden also 24 Stunden in eine Safraninlösung (Safranin 333 mg, 95% Alkohol 86 cm, Wasser 33 cm) gebracht; hierauf in Wasser, eventuell auch in Alkohol differenziert, doch aber so, daß die Schnitte noch etwas überfärbt blieben; schließlich Blochmannsche Flüssigkeit, 4—7 Min., Wasser und dann rasch durch die Alkohole, welche das überflüssige Safranin entziehen. Dem Xylol wurde noch etwas Pikrinsäure zugesetzt, wodurch die Differenzierung noch schärfer hervortrat. Diese Methode gab sehr schöne Präparate, welche besonders beim Studium der Entwicklungsgeschichte der Urnen gute Dienste leisteten. Die Färbung gelang sowohl nach Fixierung mit

FLEMMINGschem wie HERMANNschem Gemisch, als auch nach Alkohol-Essigsäure (CARNOY).

Außerdem versuchte ich nach Safranin die MALLORYsche Tinktion anzuwenden, und zwar nicht ohne Erfolg; doch standen diese Präparate den mit Safranin-BLOCHMANNscher Lösung gefärbten weit nach.

I. Bau der Urnen von Sipunculus nudus.

Gestalt, Bewegung, Größenverhältnisse.

Eine Urne von *Sipunculus nudus* erinnert tatsächlich an ein zierliches Blumentöpfchen, an eine Urne, oder vielmehr, wenn solche Vergleichungen gestattet sind, an einen Luftballon. Man erblickt zunächst eine große, durchsichtige Blase (Taf. XXXII, Fig. 1), die wir mit BRANDT (1871) als Kuppel bezeichnen wollen; dieselbe verjüngt sich einerseits allmählich und inseriert an einer großen Scheibe, die in ihrer centralen Region etwas eingesenkt ist. Der Rand der Scheibe ist mit mehreren circulären Reihen starker Cilien besetzt, welche die Urne rasch durch die Leibesflüssigkeit bewegen, wobei die Kuppel voran geht. An der centralen Einsenkung der Wimperscheibe heften sich in der Regel große Mengen der verschiedenen in der Cölomflüssigkeit suspendierten Partikel (so gelbbraune Körnchen, degenerierende Blutkörperchen usw.) als ein großer Klumpen an, der nicht selten vier bis fünfmal größer wird als die Urne. Dieser Klumpen wird von der Urne wie ein unregelmäßig geformter Schwanz herumgeschleppt. Man kann leicht beobachten, wie der Klumpen anwächst. Durch das fortwährende Spiel der Cilien werden die körperlichen Elemente des Blutes in wirbelnde Bewegung versetzt; die in den Bereich der Cilien kommenden Körperchen werden geschlagen und gestoßen, und manche werden nach und nach in den Strudel hineingezogen und dem Klumpen in der Regel an seiner Basis zugesellt. Der Klumpen wächst also von seiner Basis aus.

Die Größe der Urnen ist sehr variabel. Höhe und Breite sind ungefähr gleich, doch scheint bald diese, bald jene die andre etwas zu übertreffen. Bei der Beurteilung der Körperproportionen ist jedoch zu beachten, daß sie bei einer und derselben Urne nicht konstant bleiben, vielmehr wird bald die Wimperscheibe etwas mehr gegen die Kuppel herabgezogen, bald mehr von dieser weg emporgehoben, bald wieder wird die Einsenkung der Wimperscheibe etwas tiefer, bald schwindet sie fast ganz. Diese Gestaltänderungen, welche übrigens

Digitized by Google

nur geringfügige sind, lassen sich bei Vergleich unsrer Zeichnungen auf Taf. XXXII, z. B. Fig. 1 u. 4, deutlich ersehen.

Aus vielen Messungen ergibt sich für die normalen, d. h. die am häufigsten im Cölom vorkommenden Urnen eine Höhe von 60—80 μ. Diese Werte stimmen mit den Angaben früherer Autoren überein. Keferstein und Ehlers (1861) geben als Maximalwert 90 μ an, die von Brandt (1871) angeführte Tabelle zeigt Größenschwankungen von 33 auf 30 bis 96 auf 96 μ. Fabre-Domergue (1886) gibt als Höhe 50—70 μ an. Kunstler und Gruvel schätzen die normale Form zu 70 μ auf 50 μ. Außer diesen am häufigsten in der Leibeshöhle vorkommenden Urnen, treten auch viel kleinere Exemplare auf (vgl. Brandt's Tabelle), welche 30—20 μ, ja manchmal noch weniger messen, aber in ihrem Bau den normalen Urnen gleichen. Fig. 13, Taf. XXXII zeigt solch eine kleine Urne, die im Hohlraum des Blutgefäßes aufgefunden wurde. Solch kleine Formen habe ich in größerer Zahl bei einem ganz jungen, kaum 3 cm langen *Sipunculus* gefunden. Anderseits kommen in der Blutflüssigkeit des *Sipunculus* sehr große abweichende Formen vor, die sich in Größe, Gestalt und Bewegungsweise von den normalen Urnen unterscheiden. Die Größe, bzw. die Breite, dieser Gebilde kann die der normalen um das Drei- bis Vierfache übertreffen; weiterhin sind sie durch die abgeflachte Form der Kuppel charakterisiert (Taf. XXXII, Fig. 5 und 7). Sie kommen viel seltener vor als die normalen, nämlich auf mehrere Hunderte der letzteren kommt im Durchschnitt eine abweichende. Brandt (1871) nannte sie »Schüsselchen«, welche Bezeichnung wir der Kürze wegen beibehalten wollen.

Bau der normalen Urnen.

a. Eigne Beobachtungen.

Wir können an einer normalen Urne drei Abschnitte unterscheiden, die wir in der von Brandt (1871) vorgeschlagenen Weise bezeichnen wollen, nämlich: 1) die Kuppel (*K*), 2) der Hals (*H*) und 3) die Wimperscheibe oder der Boden (*S*). Die äußere Wand des Halses ist eigentlich eine Fortsetzung der Kuppelwand; wir bezeichnen diesen Teil jedoch als einen besonderen Abschnitt, weil seine innere Beschaffenheit von der der Kuppel verschieden ist, und weil die Beschreibung dadurch erleichtert wird.

Die Kuppel ist eine große durchsichtige Blase mit dünnen, elastischen, membranösen Wänden deren Inneres eine farblose, klare Flüssigkeit erfüllt, welche den aufgeblähten Zustand der Kuppel bewirkt. Beim ersten Anblick scheint das Blaseninnere ganz strukturlos

Digitized by Google

zu sein; die genauere Betrachtung zeigt jedoch, daß der Innenraum in verschiedenen Richtungen von dünnen, unregelmäßig angeordneten Strängchen (*Str*) durchzogen wird, welche mit der Wand verbunden sind, und insgesamt ein unregelmäßiges Maschenwerk bilden, in dessen Zwischenräumen sich die obenerwähnte Flüssigkeit befindet (s. Textfigur 2 u. 3, sowie Taf. XXXII, Fig. 9, 10, 13 u. a.). Kurz gesagt, hat das ganze Gerüst das Aussehen eines stark aufgequollenen Gewebes, und zwar ist die Kuppel tatsächlich bindegewebiger Natur, was wir schon jetzt ausdrücklich betonen wollen. Daß das Material, aus welchem die Kuppel hervorgeht, wirklich Bindegewebe ist, zeigt in erster Linie ihr Verhalten zu gewissen Färbemitteln, nämlich der Blochmannschen und der Malloryschen Tinktion, welche bekanntlich das Bindegewebe specifisch blau färben. Aber abgesehen von diesem, doch wohl nicht vollkommen einwandfreien Beweis, führt uns die Entwicklungsgeschichte der Urnen zur festen Überzeugung, daß die Kuppel wirklich auf Kosten des Bindegewebes entsteht.

Die Wand der Kuppel ist sehr dünn und läßt keine deutliche Struktur erkennen; sie ähnelt vielmehr einer dünnen bindegewebigen Membran, von der nach innen die obenerwähnten feinen Strängchen (*Str*) entspringen. Die Kuppel wird innerlich von dem Hals durch eine zarte Scheidewand (*Schd*) getrennt, die jedoch im Vergleich zu der äußeren Kuppelwand eine ansehnlichere Dicke besitzt. Diese Scheidewand geht direkt in die Wand der Kuppel über und scheint eine Fortsetzung derselben nach innen zu sein.

Wenn man die Urnen lebend oder in Totalpräparaten beobachtet, so bemerkt man in der Kuppelwand einen oder mehrere Kerne, welche von sternförmigen Protoplasmaklümpchen umgeben sind (Taf. XXXII, Fig. 1, 4, 8 u. a. *ZK*). Diese Protoplasmaklümpchen entsenden ihre ziemlich langen, verzweigten Fortsätze in der Kuppelwand an der Oberfläche. Solche Kerne wurden von manchen Autoren einfach als »ein« der Kuppel angehöriger »Kern« aufgefaßt. Es ist aber leicht ersichtlich, daß wir hier nicht bloß Kerne vor uns haben, sondern vielmehr eine ganze Zelle, bzw. Zellen, deren Natur und Herkunft wir bei der Prüfung der Entwicklung der Urnen nachweisen werden. Gewöhnlich ist mehr als ein solcher Kern (bzw. Zellen) in der Kuppelwand vorhanden, meist zwei, doch konnte ich in manchen Fällen auch drei (Taf. XXXII, Fig. 4), in einzelnen sogar vier solcher Kerne auffinden. Ihre Lage ist sehr variabel; bald liegt ein Kern (bzw. Zelle) ganz nahe an der Stelle, wo die Kuppel in die Wimperscheibe

übergeht, bald etwas weiter davon, bald wieder ganz am »Scheitel« der Kuppel (Taf. XXXII, Fig. 1, 4, 8 u. a.).

Wenn man die Urnen auf Schnitten untersucht, so ist leicht zu sehen, daß die erwähnten Kerne, bzw. Zellen, in der membranösen Wand der Kuppel eingelagert sind. Die Fig. 10, 12, 16, 17, 20, 21, 23, Taf. XXXII u. XXXIII (*ZK*) zeigen dieses Verhalten ganz unzweideutig. Bald ragt der Kern, bzw. die Zelle, etwas mehr über die äußere Begrenzung der Kuppelwand hervor (Fig. 17, 23), ja manchmal scheint er fast ganz äußerlich an derselben zu liegen (Fig. 17); bald ist er dagegen tiefer in die Kuppelwand eingebettet (Fig. 10, 20), oder ragt sogar über die innere Begrenzung der Kuppelwand in den Innenraum hinein (Fig. 12).

Das Protoplasma um die Kerne hat ein feinkörniges Aussehen und färbt sich schwach mit geeigneten Farbstoffen; der Kern ist ziemlich kompakt, von länglich-ovaler Form und färbt sich intensiv mit Kernfärbemitteln. Man kann daher zwischen diesen Kernen (bzw. Zellen) und den zelligen Elementen des Peritonealepithels der Leibeshöhle und der sogenannten Blutgefäße eine große Ähnlichkeit nicht verkennen, worauf wir schon jetzt aufmerksam machen wollen.

Nicht selten trifft man auf Schnitten mitten im Innenraume der Kuppel große, rundlich-ovale Zellen, die sich nach Größe und Gestalt von denen der Kuppelwand unterscheiden und den Blutkörperchen des *Sipunculus* ähneln (Taf. XXXII, Fig. 12). Bei aufmerksamer Betrachtung einer günstigen Schnittserie durch solche Urnen kann man nachweisen, daß die fraglichen Zellen nicht eigentlich der Urne angehören, sondern einfach Blutkörperchen sind, welche in einer Einfaltung der Kuppelwand, die bei leichter Schrumpfung der Kuppel entstehen konnte, eingeklemmt waren, und deshalb auf dem Schnitte gleichsam im Innenraum der Kuppel zu liegen scheinen. Fig. 12, Taf. XXXII, die einem günstigen Schnitte entnommen ist, zeigt das eben erörterte Verhalten deutlich. Als echte zellige Elemente der Kuppel dürfen also nur die in der Kuppelwand eingebetteten Kerne (bzw. Zellen) angesehen werden.

Die etwas verengte Zone, welche die Kuppel mit der Wimperscheibe verbindet, haben wir bereits als Hals bezeichnet. Im Gegensatz zur übrigen Kuppel zeichnet sich dieser Abschnitt durch eine geringere Spannung oder Festigkeit seiner Wand aus, weshalb die Kuppel nicht starr, sondern in gewissem Grade beweglich mit der Wimperscheibe verbunden ist. Deswegen kann die Kuppel, wie oben

Digitized by Google

hervorgehoben, bald mehr, bald weniger gegen die Scheibe gedrängt werden.

Die Wand der Kuppel geht, wie schon bemerkt, direkt in die des Halses über; letztere setzt sich dem äußersten freien Rande der Wimperscheibe an, wie unsere Zeichnungen deutlich zeigen. Weiterhin bemerkt man um den Hals noch einen zarten äußersten Saum (*d*), der sich ebenfalls am freien äußeren Rande der Scheibe befestigt (Taf. XXXIII, Fig. 19, Taf. XXXII, Fig 1, 4, 8, *d*, auch Taf. XXXIV, Fig. 54). Dieser Saum enthält etwas körniges Protoplasma und nicht selten auch einen Kern, der den oben erwähnten (Taf. XXXII, Fig. 4, *d*), der Kuppelwand angehörigen Kernen durchaus ähnlich ist. Über die Bedeutung dieses äußeren Saums vermag erst die Erörterung der Entwicklungsgeschichte Klarheit zu geben.

Wenn bei den oben erwähnten Formveränderungen der Urne die Kuppel gegen die Wimperscheibe gedrückt wird, so senkt sich die Wand des Halses nach innen ein, so daß sie als Fortsetzung der Scheidewand erscheint (Taf. XXXII, Fig. 9, 14 u. a.). Der äußere Saum (*d*) wird dabei manchmal auch mit eingezogen (Taf. XXXII, Fig. 4, *d*), in andren Fällen dagegen faltet er sich nach außen und umschlingt den umgeschlagenen Rand der Wimperscheibe (Taf. XXXII, Fig. 8, *d* oben rechts).

Auf manchen Schnitten konnte der erwähnte äußere Saum nicht wahrgenommen werden, was wohl in der Mehrzahl der Fälle auf die Unvollkommenheit der Präparate zurückgeführt werden muß.

Der Innenraum des Halses, d. h. der Raum zwischen seiner äußeren Wand, der Scheidewand (*Schd*) und der Wimperscheibe enthält eine Substanz mit undeutlich ausgeprägter Struktur, deren histologische Natur wohl aus dem Entwicklungsgange der Urnen verständlich wird.

Die oben beschriebene Beschaffenheit der Kuppel scheint der Lebensweise der Urnen in der Cölomflüssigkeit aufs beste angepaßt. Die geblähte Kuppel wird wohl das lebhafte Herumschwimmen der Urne erleichtern, weil die mit Flüssigkeit erfüllte und gespannte Blase das specifische Gewicht vermindert; weiterhin vermag die Urne wohl mit einer derartigen Einrichtung besser das Gleichgewicht beim Schwimmen zu erhalten, wodurch ihre geradlinigen Bewegungen ermöglicht werden. Dementsprechend zeichnen sich die »Schüsselchen«, welche eine abgeflachte und verhältnismäßig schwache Kuppel besitzen, durch wackelnde und unregelmäßige Bewegungen aus. Weiterhin gibt diese Beschaffenheit der Kuppel eine gewisse Elastizität, welche von

Digitized by Google

Nutzen sein dürfte, da die Urne sich fortwährend ihren Weg zwischen verschiedenen Elementen der Blutflüssigkeit bahnen muß und gegen allerlei Hindernisse stößt.

Die Wimperscheibe (*S*) besteht aus einer einzigen großen Zelle. Ihre Gestalt ist sehr eigentümlich und kann, wie Brandt meint, im großen und ganzen mit dem Boden einer gewöhnlichen Weinflasche verglichen werden. Unsre Zeichnungen (Taf, XXXII, Fig. 1, 2, 3), die eine und dieselbe Urne von der Seite, von oben und von unten darstellen, geben eine genaue Vorstellung von der Form der Wimperscheibe. Von oben betrachtet, erscheint gewöhnlich der Rand der Scheibe nicht kreisrund, sondern lappig ausgeschnitten; auf Fig. 2, Taf. XXXII ist z. B. eine sechslappige Scheibe abgebildet. In andern Fällen kann der Wimperrand drei-, vier-, fünflappig usw. erscheinen, bis er endlich bei manchen Exemplaren beinahe kreisrund wird.

Die centrale Scheibenregion ist verdickt und enthält einen großen Kern (*Ks*); gegen die Peripherie wird die Scheibenzelle allmählich dünner und geht in den bewimperten Rand (*R*) über, der gegen die Kuppel umgeschlagen ist, etwa wie die Krempe eines Hutes. Dieser Rand ist von kräftigen, in vielen Kreisen angeordneten Cilien besetzt. Die centrale Region, die wir, der Kürze wegen, als Boden der Wimperscheibe bezeichnen wollen, ist dagegen cilienlos und in der Regel schwach eingesenkt (Taf. XXXII, Fig. 9, 12, 14, Taf. XXXIII, Fig. 19 u. a.). Die Tiefe dieser Einsenkung hängt in gewissem Grade von den Formveränderungen ab, welche die Urne während des Schwimmens ausführt. An diesen Boden der Scheibe heftet sich der bereits oben erwähnte Klumpen von Blutzellen, allerlei Detritus usw. an (*Kp.*).

Der feinere Bau der Scheibenzelle läßt sich auf Schnitten erkennen. Ihr Protoplasma hat ein maschiges alveoläres Aussehen (Fig. 15, 18); im Centrum befindet sich, wie hervorgehoben, ein großer Kern (*Ks*), von lockerem, gleichsam aufgequollenen Aussehen, der sich nur mit intensiv wirkenden Farben, wie z. B. Safranin, gut tingiert. Nicht selten ist er unregelmäßig lappig, weshalb es auf manchen Schnitten scheint, als ob zwei dicht bei einander liegende Kerne vorhanden wären, oder eine Kernteilung (Taf. XXXII, Fig. 14).

Der bewimperte Scheibenrand zeigt Radiärstreifung (*Strf*), welche in der Regel, den lappenartigen Ausschnitten des Randes entsprechend, eine büschelige Anordnung besitzt (Taf. XXXII, Fig. 2, Taf. XXXIII, Fig. 15, 18). Die genauere Betrachtung ergibt, daß diese Streifung von feinen, im Protoplasma eingelagerten Fädchen herrührt, deren Anordnung und Beziehung zu den Cilien recht

merkwürdig ist. In seinem Verlauf ist der Wimperrand der Scheibe nicht durchweg gleich dick. An den vorspringenden Lappen, wo auch, die Hauptbüschel der Fädchen verlaufen, ist er etwas dicker, als in den Einschnitten des Randes. Dies Verhalten tritt auf Fig. 2, Taf. XXXII und besonders klar auf Fig. 15, 18, 19, Taf. XXXIII, hervor. Auf Fig. 25, die einen ziemlich tief gelegten Querschnitt durch die Wimperscheibe darstellt, ist an den Stellen, wo die Büschel verlaufen, noch das Protoplasma der Scheibenzelle getroffen, an den dazwischen liegenden, den Einschnitten des Randes entsprechenden Stellen dagegen die Substanz des Halses (*H*), durch welche bei tiefer Einstellung die Wand der Kuppel (*K*) durchschimmert. Ähnliches ist auch auf Fig. 18 zu sehen. Fig. 19 ist ein Längsschnitt, der so gelegt ist, daß rechts ein dickerer Bezirk des Wimperrandes, links dagegen ein dünnerer, d. h. ein einem Einschnitt entsprechender, getroffen ist. Es sei noch bemerkt, daß die büschelförmige Anordnung der Fädchen um so weniger hervortritt, je weniger die Randlappen ausgeprägt sind.

Die im Plasma eingelagerten Fädchenbüschel stellen wohl einen besonders gestalteten Wimperwurzelapparat dar. Charakteristisch ist für diese Wimperwurzeln, daß sie sich verzweigen. Von der Zone ab, wo der centrale Teil der Scheibenzelle in den umgeschlagenen Scheibenrand übergeht, ziehen im Protoplasma gegen die Peripherie ziemlich starke Fädchen, welche sich verästeln; nahe an der Peripherie des Scheibenrandes zerteilen sie sich in sehr feine Fäserchen, welche, dicht nebeneinander liegend, die peripherische Schicht (*p*) des Wimperrandes durchziehen, indem ein jedes zu einem Basalkörperchen einer Cilie tritt. Diese peripherische differenzierte Protoplasmaschicht des Randes (*p*), dürfte wohl als »Crusta« des Wimperapparates, in dem Sinne, wie Pütter (1904) diesen Ausdruck gebraucht, angesehen werden. Was die eventuellen Beziehungen der erwähnten Wimperwurzeln zum Kern angeht, so bemerkt man, daß sich die Fibrillen eines Fädchenbüschels zu einem Strang (*Kg*) vereinigen, der gegen den Kern und dicht neben ihm vorbeiläuft; dabei scheinen sich die Stränge der benachbarten Büschel bogenartig zu vereinigen. Die feinere Struktur dieser Stränge, die wohl dem »Kegel« eines Wimperwurzelapparates entsprechen dürften, konnte nicht entziffert werden.

Die den Basalkörperchen entspringenden kräftigen Cilien verursachen durch ihr beinahe ununterbrochenes Schlagen die Bewegungen der Urne, die, wie bereits erwähnt, in gerader Linie und stets mit der Kuppel voran schwimmt. Zuweilen stehen aber die Cilien einige Zeit still und ausgestreckt; nach dieser gewöhnlich kurzen Pause

beginnen sie wieder lebhaft zu schlagen. Die Bewegungen der Urne machen jedoch nicht den Eindruck von Willkür. Wenn sie an ein Hindernis anprallt, so versucht sie es nicht zu umgehen; wird es nicht überwunden, so bleibt die Urne stehen, indem die Cilien vergebens weiterschlagen.

Schon Brandt (1871) bemerkte, daß die Cilien gelegentlich abgeworfen werden; ja es löst sich zuweilen die ganze Wimperscheibe von der Kuppel ab, die dann als eine membranöse Blase in der Cölomflüssigkeit flottiert. Diese Erscheinung hängt vermutlich mit dem Untergang der Urnen zusammen. Wie später erörtert werden wird, bilden sich die Urnen fortwährend in großen Mengen an den Gefäßwänden; ein Teil von ihnen wird zwar durch die sogenannten braunen Körper (Nephridien) ausgeschieden; was geschieht jedoch mit den übrigen? Offenbar geht eine größere Zahl, nachdem sie ihre Rolle ausgespielt haben, in der vorerwähnten Weise im Cölom zugrunde.

Es fragt sich, ob diese abortiven Blasen, vor allem diejenigen, welche von den »Schüsselchen« stammen, mit den im Blut des *Sipunculus* so häufig auftretenden membranösen Blasen, den »vésicules énigmatiques« der französischen Autoren, zusammenhängen. Diese Möglichkeit scheint mir jedenfalls nicht völlig ausgeschlossen. Da ich aber zurzeit keine sicheren Beweise für diese Vermutung besitze, so möchte ich auf das Problem nicht näher eingehen.

Aus der genaueren Betrachtung des Baues der *Sipunculus*-Urnen geht zweifellos hervor, daß sie keineswegs einfach als zweizellige Gebilde, wie es in jüngster Zeit einige Autoren, so Metalnikoff (1900) meinten, aufgefaßt werden dürfen; vielmehr sind die Urnen kompliziertere Gebilde, an deren Aufbau sich mehrere Zellen, sowie Bindegewebe beteiligen.

b. Rückblick auf die früheren Angaben.

Die Autoren, welche, wie Krohn, Vogt und Young, Fabre-Domergue, Wagner, die Urnen für parasitische Infusorien hielten, betrachteten sie natürlich als einzellige Gebilde. Eine ausführlichere Schilderung des Baues dieses angeblichen Infusors gab Fabre-Domergue (1886). Die »vésicule transparante«, bzw. Kuppel, besäße eine sehr dünne äußere Membran und wäre von einer farblosen Flüssigkeit erfüllt, die nach Fabre als Exsudat des Körpers angesehen werden dürfte. Irgendwelche Struktur im Innenraum dieser »vésicule« konnte er nicht wahrnehmen (vgl. die oben beschriebenen Strängchen [*Str*]). Den unteren (hinteren) Körperteil bilde eine von einem bewimperten

Digitized by Google

Wulst umgrenzte Scheibe, die in ihrem Centrum eine den Kern enthaltende Erhebung zeige. Die freie Oberfläche dieser centralen Region bezeichnet FABRE-DOMERGUE als »aire d'absorption«. Der hintere Teil (le »col«) der »vésicule transparante« bestehe aus zwei Schichten, einer inneren und einer äußeren, welch letztere gleichsam eine protoplasmatische Umhüllung (»manchon«) um den Hals bilde und mit dem Wimperwulst zusammenhänge. In einer Verdickung dieser protoplasmatischen Umhüllung sei bisweilen ein abgeplatteter Kern vorhanden, dessen Vorkommen jedoch nicht konstant sei; überhaupt gleiche er mehr einem der Umhüllung angehefteten Amöbocyten. Es ist klar, daß dieser »manchon« nichts andres ist als der oben beschriebene äußere Saum. FABRE erkannte die der Blase angehörigen Kerne nicht, was übrigens wohl mit seiner Auffassung der Urnen als Infusorien zusammenhängt.

1890 veröffentlichte W. WAGNER einige Beobachtungen über den Bau und die Lebensweise des angeblichen Infusors. Wie seine schematische Zeichnung lehrt (Fig. 1, S. 6), scheint er die Scheidewand, d. h. wenigstens ihren peripheren Teil zwischen Kuppel und Hals, beobachtet zu haben; doch hielt er sie für die Grenze zwischen dem Wimperwulst und dem »Körper«, bzw. der Blase der Urne. Dennoch betont WAGNER ausdrücklich, daß das Infusor in normal ausgedehntem Zustand keine Spuren einer Zusammensetzung des Körpers, bzw. der Kuppel, aus zwei oder mehr Partien zeige.

Die Gegenwart einer inneren Scheidewand zwischen Kuppel und Hals wurde von WAGNER, wie auch von allen übrigen früheren Autoren, vermißt; was wohl auf den Umstand zurückzuführen ist, daß sie die Urnen nicht auf Schnitten untersuchten.

Alle Forscher, welche die Infusoriennatur der Urnen leugneten, unterschieden an ihnen zwei Abschnitte, nämlich eine durchsichtige Blase und eine bewimperte Scheibe. CUÉNOT, der sich vorwiegend für die physiologische Funktion der Urnen interessierte, macht keine näheren Angaben über ihren Bau. METALNIKOFF (1900) dagegen hebt hervor, daß die Urne ein zweizelliges Gebilde sei, und zwar würden die Kuppel und die Wimperscheibe je von einer einzigen Zelle gebildet. Wir haben nun gefunden, daß diese Auffassung für die Kuppel nicht zutrifft. Nach KUNSTLER und GRUVEL bestehe die mesozoenartige Urne, wenigstens in der Jugend, aus zwei Zellen, nämlich der »vésicule claire«, bzw. der Kuppel, und der »vésicule sombre«, bzw. der Wimperscheibe. Im erwachsenen, geschlechtsreifen Zustand dagegen, sei die Urne mehrzellig, indem die »vésicule sombre« eine

Digitized by Google

Anzahl in einer Schicht angeordneter »Genitalzellen« erzeuge; in der »vésicule claire« dagegen mehrere Kerne aufträten.

Von den früheren Angaben über den Bau der Urnen scheinen mir diejenigen von A. BRANDT (1871) die ausführlichsten zu sein und den wahren Verhältnissen am nächsten zu kommen. BRANDT erkannte die bindegewebige Natur der Kuppel und das Vorhandensein mehrerer in ihre Wand eingelagerter Kerne, von denen ein jeder von einem sternförmigen Protoplasmaklümpchen umgeben sei. Weiterhin leugnet er mit Recht die von KEFERSTEIN und EHLERS (1861) vermutete Mündung des Töpfchens, welche sich in der eingesenkten Partie der Wimperscheibe finden sollte. Anderseits fehlt auf BRANDTS Zeichnungen der Kern der Wimperscheibe; auch die Scheidewand zwischen Kuppel und Hals scheint er nicht beobachtet zu haben. Er erörtert u. a. die Art und Weise, wie sich der Hals an den Rand der Scheibe inseriert und fügt zur Erläuterung Fig. 13*A* u. *B* (Taf. XXXII) hinzu. Das was BRANDT als »ringförmige Duplikatur der Wand, welche sich unmittelbar in den Boden fortsetzt«, bezeichnet, ist offenbar der obenerwähnte äußere Saum des Halses, der sich, wie hervorgehoben, unter Umständen um die Wimperscheibe wirklich in Gestalt einer ringförmigen Duplicatur umbiegen kann. Die radiäre Strichelung des Wimperrandes hat BRANDT ebenfalls beobachtet, hielt sie jedoch für vorspringende Leistchen oder Fältchen. Die der Strichelung im Protoplasma entsprechenden Fädchen, bzw. Wimperwurzeln, scheint er nicht gesehen zu haben. Weiterhin beschreibt er die Cilien als »stecknadelförmige Flimmercilien« (Ciliae vibratoriae capitatae), welche an ihrem freien Ende je ein stark lichtbrechendes Köpfchen tragen sollen. Diese Erscheinung ist zwar öfters zu beobachten; scheint jedoch eine Deformation der Cilien zu sein, wie sie auch sonst (z. B. bei Flagellaten) vorkommt. Zugunsten dieser Vermutung spricht u. a. der von BRANDT selbst beobachtete Umstand, daß in ein und demselben Präparat nicht alle Urnen stecknadelförmige Cilien zeigen; ja daß bisweilen an ein und derselben Urne nur ein Teil der Cilien Knöpfchen besitzt. Außerdem lassen sich, nach BRANDT's Angaben, die Knöpfchen aufs evidenteste dann nachweisen, wenn dem Präparat etwas Ammoniak zugesetzt war.

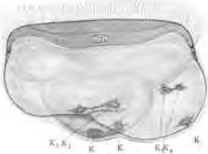
Die großen Urnen oder »Schüsselchen«.

Wie schon erwähnt, finden sich in der Lymphe von *Sipunculus* noch abweichende Formen der Urnen, die wir mit BRANDT (1871) als »Schüsselchen« bezeichnen. Zweifellos sind es diese Schüsselchen,

Digitized by Google

welche Kunstler und Gruvel als erwachsene, geschlechtsreife Exemplare des mesozoenartigen Parasiten deuteten. Abgesehen von ihrer Größe, welche die der normalen Urnen um das Drei- oder Vierfache übertrifft, zeichnen sich die »Schüsselchen« durch die abgeflachte Form der Kuppel aus. Man kann jedoch in der Leibesflüssigkeit eine ganze Reihe von Übergangsformen auffinden, welche die normalen Urnen mit den großen abgeflachten Formen verbinden; die Größe der Urnen geht Hand in Hand mit dem Grade der Abflachung der Kuppel. Auf Fig. 7, Taf. XXXII ist ein solches Schlüsselchen, d. h. eine Übergangsform zu den typischen Urnen, abgebildet. Die Bewegungsweise der Schüsselchen ist unregelmäßiger als die der normalen Urnen; sie ist eine wackelnde, stoßweise, was wohl, wie schon oben hervorgehoben, mit der den Schlüsselchen charakteristischen Kuppelform zusammenhängt, welche die Erhaltung des Gleichgewichts beim Schwimmen erschwert (vgl. S. 549).

Auf Schnitten durch die Schüsselchen finden wir dieselben Abschnitte wie bei normalen Urnen, nämlich die Kuppel, den Hals und die Wimperscheibe (Taf. XXXIII, Fig. 20). In die Kuppelwand sind auch hier mehrere Kerne, bzw. Zellen (*ZK*), eingelagert, doch ist deren Zahl meist größer als bei normalen Urnen; dies kann dadurch erklärt werden, daß die der Kuppelwand angehörigen Kerne sich durch Teilung vermehren können. Solch eine Teilung habe ich an lebenden Objekten beobachtet. Textfig. 1 zeigt eine Urne, die ein paar Stunden verfolgt wurde und während dieser Zeit eigentümliche Veränderungen in der Form ihrer Kuppel wahrnehmen ließ. Sie wurde nämlich durch allmählich auftretende Einschnitte oder Furchen mit einer Anzahl Aussackungen oder Ausbuchtungen versehen, so daß ihre Oberfläche höckerig erschien. Dementsprechend traten auch mehr Kerne hervor, die wohl von den drei ursprünglichen Kernen der Kuppelwand stammten; auf Fig. 1 sieht man zwei Kernpaare (K_1, K_2 und K_3,



Textfig. 1.

Eigentümliche Veränderung in der Gestalt der Kuppel einer Urne. Nach dem Leben. Genaueres im Text. K_1—K_4 Kerne der Kuppelwand. Vergr. 400.

K_4), welche deutliche Anzeichen einer eben vollendeten Zweiteilung darbieten. Einige Minuten später war das Kernpaar K_3, K_4 weiter auseinander gerückt. Die Bedeutung dieser Erscheinung, besonders der erwähnten Furchen der Kuppelwand, die ich noch in mehreren Fällen beobachtete, ist mir nicht klar. Vermutlich werden sie durch die eben erwähnte Teilung der Kerne, bzw. Zellen, hervorgerufen. Auch KUNSTLER und GRUVEL (1897) gedenken dieser merkwürdigen Erscheinungen, ohne eine Erklärung zu geben.

Fig. 21, Taf. XXXIII, welche einen Schnitt durch eine doppelte Urne darstellt, zeigt links zwei dicht nebeneinander liegende Kerne von einer gemeinsamen Protoplasmamasse umgeben (KK_2). Die verhältnismäßig geringe Größe dieser beiden Kerne (vgl. auf derselben Figur den Kern *ZK*), sowie ihre dichte Zusammenlagerung, sprechen augenscheinlich dafür, daß es sich hier um eine eben vollendete Kernteilung handelt.

Der Innenraum der Kuppel ist wie bei normalen Urnen von einem unregelmäßigen Maschengerüst (*Str*) durchzogen, in dessen Zwischenräumen sich Flüssigkeit findet; der Kuppelinhalt selbst ist, wie das Verhalten gegen Farbstoffe zeigt, bindegewebiger Natur. Kurz gesagt, die Kuppel der Schüsselchen ist, abgesehen von der äußeren Gestalt, der einer normalen Urne vollkommen gleich.

Die Wimperscheibe (*S*) des Schüsselchens wird ebenfalls von einer einzigen großen Zelle gebildet, deren Rand gegen die Kuppel umgeschlagen ist. Die centrale unbewimperte und schwach eingesenkte Scheibenregion, die wir als Boden bezeichneten, ist, abgesehen von der Stelle, wo sie den Kern (*Ks*) enthält, sehr dünn, weshalb sie nur auf gut gelungenen Schnitten deutlich wahrgenommen werden kann. An Totalpräparaten dagegen fällt es schwer den Boden zu erkennen, wegen der großen Menge anhaftender Blutzellen. Die geringe Dicke des Bodens hängt wohl mit der starken Dehnung der Scheibe zusammen. Es sei betont, daß der dünne Boden der Wimperscheibe von einer kontinuierlichen Plasmaschicht gebildet wird, in der sich weder Zellgrenzen noch Kerne nachweisen lassen. Demnach ist in der schwachen Einsenkung der Scheibe gar keine auskleidende Zellschicht vorhanden, die als KUNSTLERS und GRUVELS »cellules génitales« gelten könnte. Die ganze Wimperscheibe besteht in Wirklichkeit auch bei den Schüsselchen aus einer einzigen Zelle. Es wäre auch schwer zu verstehen, wie sich eine solche Schicht von »Genitalzellen« bilden könnte. Wenn durch Knospung, wie es die beiden Autoren behaupten, so müßten doch Kernteilungsfiguren im Boden der die

Digitized by Google

»Geschlechtsreife« erreichenden Exemplaren auftreten, und zwar recht häufig, da die große Menge der angeblichen »Genitalzellen« von einer einzigen Mutterzelle, der »vésicule sombre« oder Scheibenzelle, erzeugt werden müßte. Solche Kernfiguren konnte ich auf meinen Schnittpräparaten aber nie finden. Daher scheint die Vermutung berechtigt, daß KUNSTLERS und GRUVELS Genitalzellen, welche die Einsenkung der Wimperscheibe des Schüsselchens auskleiden auf Verwechslung mit den anhaftenden Blutzellen (*Kp*) beruhen.

Der bewimperte Scheibenrand zeigt, von oben gesehen, eine feine radiäre Strichelung (Taf. XXXII, Fig. 5). Bei genauerer Betrachtung mit starken Vergrößerungen erscheint diese Streifung als eine feine Wabenstruktur, wie es Fig. 6, Taf. XXXII zeigt, die einen Teil des Wimperrandes bei starken Vergrößerungen darstellt.

Aus Vorstehendem läßt sich schließen, daß die Schüsselchen, abgesehen von unwesentlichen Einzelheiten, vollkommen mit den normalen Urnen übereinstimmen und daher als mit letzteren identische Gebilde betrachtet werden müssen. Sie sind meiner Ansicht nach tatsächlich ausgewachsene, doch wohl hypertrophierte (nicht aber erwachsene, wie es KUNSTLER und GRUVEL meinen) und in der Querachse abnorm ausgedehnte Urnen.

Von vornherein ist ja ein solches Wachstum der Urnen durchaus nicht unmöglich, auch wenn sie keine selbständigen Organismen darstellten. In diesem Falle hätten wir ein lebendes Organ vor uns, das seine Nahrung aus der Leibesflüssigkeit bezöge. Daß in den Urnen tatsächlich ein Stoffwechsel stattfindet, läßt sich schon daraus schließen, daß sie energische Bewegungen ausüben; diese Bewegungsfähigkeit setzt als Arbeitsleistung einen Stoffwechsel voraus. Da nun das Medium, in dem sich die Urnen bewegen, sehr reich an Nahrung ist, so wäre auch eine Aufnahme derselben im Überschuß, also Wachstum, sehr möglich.

Die doppelten oder Zwillingsurnen.

Nicht selten begegnet man zwischen normalen Urnen eigentümlichen Zwillings- und manchmal auch Drillingsformen, welche schon BRANDT (1871), FABRE-DOMERGUE (1886) u. a., beobachteten, indem sie annahmen, es handle sich hier um eine Vermehrung durch Teilung [CLAPARÈDE (schriftliche Mitteilung an BRANDT), BRANDT (1871)]. Die Autoren, welche die Urnen für parasitische Infusorien hielten, beschrieben [wie z. B. FABRE-DOMERGUE (1886)], diese Doppelformen als Teilungsstadium der *Pompholyxia*. Dagegen könnte auch die ent-

Digitized by Google

gegengesetzte Vermutung aufgestellt werden, daß es sich nämlich um eine Verschmelzung zweier Urnen mit ihren Kuppeln handle, um eine Art von Copulation. Denn die beiden Wimperscheiben der Zwillingsurnen sind stets vollständig ausgebildet und zeigen keine Spuren einer etwaigen Teilung der Scheibenzelle. Beide Vermutungen scheinen aber im Bau dieser Gebilde keine Begründung zu finden.

Fig. 8, Taf. XXXII zeigt eine solche Doppelurne in toto. Wir finden hier sämtliche für die Urne charakteristischen Merkmale; die Eigentümlichkeit des Gebildes besteht darin, daß eine gemeinsame, gewöhnlich aber durch eine Furche in zwei Teile gesonderte Kuppel zwei normale Wimperscheiben trägt. Wenn wir nun Schnitte durch solche Zwillingsformen betrachten, so ergibt sich sofort, daß der erwähnten Furche, wo sie ausgesprochen ist, keine innere Scheidewand der Kuppel entspricht (Taf. XXXIII, Fig. 22, 23). Wo wir, wie auf Fig. 21, eine solche Scheidewand anscheinend wahrnehmen, so rührt dies davon her, daß der Schnitt nicht median, sondern etwas seitlich durch die Kuppel geführt ist und daher die oberflächliche Einschnürung getroffen hat. Ein weiterer Umstand spricht gegen die Vermutung eines Teilungsvorganges. Bei gewissen Doppelurnen liegen die beiden Wimperscheiben sehr nahe nebeneinander, wie Fig. 21, oder noch näher; bei andern sind die Wimperscheiben etwas weiter voneinander entfernt (Fig. 8 u. 22), wieder bei andern liegen sie an zwei entgegengesetzten Stellen der gemeinsamen Kuppel (Fig. 23). Es wäre schwer begreiflich, wie z. B. der auf Fig. 22 abgebildete Zustand durch Teilung einer Urne entstehen könnte. Näher läge es, anzunehmen, daß an der gemeinsamen Kuppel von Anfang an zwei selbständige Wimperscheiben befestigt waren.

Die zweite Möglichkeit, die der Verschmelzung, wird nach der Feststellung, daß die Kuppel ein kompliziertes Gebilde bindegewebiger Natur ist, ohne weiteres sehr unwahrscheinlich.

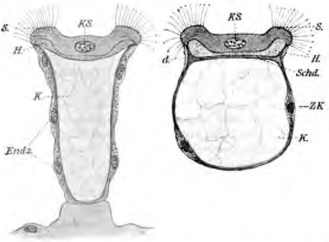
Es bleibt daher nur übrig, die Zwillings- und Drillingsformen, welch letzere viel seltener als die ersteren vorkommen, als eigentümliche, mit zwei, bzw. drei Wimperscheiben versehene Urnen aufzufassen. Das Hervorgehen solch merkwürdiger Gebilde läßt sich leicht aus dem Entwicklungsgang der Urnen erklären, wie wir später sehen werden.

II. Die fixen Urnen von Sipunculus nudus und ihre Entwicklung.

Schon Ray-Lankester (1873) hatte an der äußeren Wand der sogenannten Blutgefäße von *Sipunculus nudus* angeheftete urnenartige

Digitized by Google

Gebilde gefunden, von denen er vermutete, daß sie Entwicklungsstadien der freischwimmenden wären. Diese Meinung wurde von CUÉNOT (1891) und später auch von METALNIKOFF (1899, 1900) angenommen, nach dessen Angaben jedoch diese fixen Urnen nicht an der äußeren, sondern an der inneren Fläche der Gefäßwand säßen. Durch Injektionen zeigte METALNIKOFF, daß die fixen Urnen, ebenso wie die freien, verschiedene Körperchen, wie z. B. Tusche oder Karmin, zu einem Klumpen zusammenstrudeln. In physiologischer Hinsicht scheint also volle Übereinstimmung zwischen den freien und den fixen Urnen zu herrschen. Es erübrigt nun festzustellen, daß diese Gebilde auch ihrem Bau nach gleich sind (Fig. 2 u. 3).



Textfig. 2. Textfig. 3.

Halbschematische Längsschnitte zur Vergleichung einer fixen (2) und einer freien (3) Urne von *Sipunculus nudus*. *K*, Kuppel; *H*, Hals; *S*, Scheibe; *KS*, Kern der Scheibe; *ZK*, die in die Kuppelwand eingelagerten Kerne bzw. Zellen; *Schd*, Scheidewand; *d*, äußerster Saum des Halses; *Endz*, Endothelialzellen.

Fig. 43, 44 u. 47, Taf. XXXIV zeigen Längsschnitte ganz ausgebildeter fixer Urnen, die der Gefäßwand aufsitzen. Wir finden an ihnen in erster Linie eine große Scheibenzelle mit bewimpertem Rand und ansehnlichem Kern (*Ks*), der dem der freischwimmenden Urnen gleicht (s. auch Fig. 42 *Ks*). Aufmerksame Betrachtung läßt sogar im Plasma des bewimperten Rands (*R*) die feinen Wimperwurzeln erkennen. Diese Wimperzelle stimmt also vollständig mit der Wimperscheibe

Digitized by Google

einer freien Urne überein. Der Kuppelteil der fixen Urne (*K*), zeichnet sich durch die lockere Beschaffenheit seines Innern aus und wird äußerlich von einigen wenigen Zellen bekleidet, die den Endothelzellen (*Endz*) der Gefäßwand ganz ähnlich sind. Die lockere Binnensubstanz dieses Abschnittes färbt sich mit Safranin und Blochmannscher Flüssigkeit charakteristisch violett. Der Kuppelteil ist an seinem oberen Ende von der Wimperscheibe durch eine Scheidewand abgegrenzt (*Schd*); zwischen dieser und der Wimperscheibe verbleibt jedoch ein geringer Zwischenraum (*H*), der sich durch lockere Beschaffenheit seiner Innensubstanz auszeichnet, und wohl mit dem Abschnitt, den wir Hals nannten, verglichen werden kann. Wir können also alle für die freien Urnen charakteristischen Teile bei den festsitzenden auffinden. Zur Veranschaulichung ihrer Übereinstimmung sollen die Textfig. 2, 3, die nach Schnitten etwas schematisiert sind, dienen.

Wenn sich eine fixe Urne, wie sie auf Textfig. 2 oder Fig. 43, Taf. XXXIV abgebildet ist, von ihrem Stiele ablöst und dabei noch etwas mehr aufbläht, so muß sie zu einer typischen freien Urne werden.

Wie unsre Figuren auf Taf. XXXIV zeigen, können die fixen Urnen bald eine mehr längsgezogene Gestalt besitzen (Fig. 43), bald beträchtlich verkürzt und dementsprechend breiter sein (Fig. 44). Dies dürfte wohl in gewissem Maße mit dem Grad der Ausdehnung der Gefäßwand zusammenhängen; wenn die Gefäßwand beträchtlich kontrahiert ist, da nehmen die aufsitzenden Urnen eine langgestreckte Gestalt an (Fig. 43), wenn sie dagegen stark gedehnt ist, erhalten sie eine der Fig. 44 ähnliche Gestalt.

Es kommt öfters vor, daß auf einem gemeinsamen Stiel zwei oder sogar mehr Urnen sitzen (Fig. 46, 47, 48, 49), welche nicht selten auf verschiedenen Stufen ihrer Entwicklung stehen (Fig. 46); auf diese komplizierten fixen Urnen und ihre Bedeutung für die Bildung der Zwillingsurnen werden wir noch zurückkommen.

Bevor ich die Entwicklung der fixen Urnen schildre, muß ich einiges über die Histologie der sie erzeugenden Gefäße mitteilen.

Das sogenannte Blutgefäßsystem (Tentaculargefäßsystem, Polische Gefäße).

Wie bekannt, ziehen die sogenannten Blutgefäße des *Sipunculus* entlang dem Oesophagus als ein dorsaler und ein ventraler Schlauch, nach hinten gewöhnlich bis zu der Basis der Retraktoren. An ihrem

Digitized by Google

Vorderende münden sie in einen gemeinsamen Ringsinus, der den Schlund umgibt und Divertikel in die Tentakel sendet.

Die Gefäßwand besteht aus einer bindegewebig muskulösen Schicht, die auf ihrer Außen- und Innenfläche einen Zellbelag trägt. Eine solch kurze Beschreibung, wie wir sie bei LADREYT (1904) finden, wäre jedoch allzu schematisch, die wahren Verhältnisse sind nämlich viel komplizierter.

Der feinere Bau des Bindegewebes der Gefäßwand läßt sich auf Flächenpräparaten und Schnitten studieren. Die Grundsubstanz des Bindegewebes zeigt eine Menge Faserbündel, die sich in verschiedenen, hauptsächlich senkrecht zu einander ziehenden Richtungen kreuzen, was das Flächenpräparat Fig. 50, Taf. XXXV, deutlich zeigt. Das Gefäß war längs der Medianlinie aufgeschnitten und auf dem Objektträger ausgebreitet. Außer den Bindegewebsfasern verlaufen in der Wand auch Muskelfasern (*m*); die Ringmuskeln sind stärker und auf Schnitten leichter wahrzunehmen als die Längsmuskeln.

Zwischen den Faserbündeln treten in der Grundsubstanz Lücken auf (Taf. XXXIII, Fig. 24 *L*), die von einer Lymphe erfüllt sind; vor allem aber befinden sich in diesen Lücken die Bindegewebezellen (*Bdz*). Neben diesen trifft man in den Lücken nicht selten weitere zellige Elemente, so große Blutzellen (Fig. 51, *Hm*) und Wanderzellen. Ferner werden im Bindegewebe große körnige Wanderzellen, sogar pigmentierte Gruppen solcher angetroffen (Taf. XXXIV, Fig. 44, *Wdz*), und endlich unregelmäßige Pigmentanhäufungen, die wohl als Excret aufzufassen sind.

Die Gefäßwand ist sehr elastisch und kann unter Umständen durch den Druck der den Hohlraum des Gefäßes erfüllenden Flüssigkeit sehr stark ausgedehnt werden, so daß sie eine dünne Membran darstellt (Fig. 44).

In dem äußeren Zellbelag der Gefäßwand unterscheiden wir erstens flache, ziemlich große Epithelzellen (Endothelialzellen, *End*), mit länglich-ovalem Kern und feinkörnigem Protoplasma, das bei Färbung mit BLOCHMANNscher Flüssigkeit gewöhnlich schwach grünlich, bei der MALLORYschen Tinktion dagegen schwach rosa gefärbt erscheint. Fig. 44 gibt eine Vorstellung von der Gestalt dieser Endothelialzellen im Profil. In der Flächenansicht zeigen diese Zellen sehr unregelmäßige Umrisse, bzw. Zellgrenzen, wie sie schon METALNIKOFF (1900) auf seiner Fig. 27, Taf. XIX abgebildet hat.

Zwischen diesen flachen Endothelialzellen sind Flimmerzellen (*Flmz*) reichlich zerstreut, deren lange Cilien die Blutflüssigkeit unaufhaltsam

Digitized by Google

in Bewegung setzen und ihre Strömung befördern. Außer diesen gewöhnlichen Flimmerzellen begegnen wir an der Gefäßwand auch solchen, welche sich durch besondere Größe, sowie ihre charakteristische Gestalt auszeichnen, indem sie im Längsschnitt etwa linsenförmig erscheinen. Sie besitzen ferner deutliche Wimperwurzeln. Eine solche Flimmerzelle ist auf Fig. 26, Taf. XXXIII, *Flmz* abgebildet. Ob diese eigentümlichen Wimperzellen umgewandelte gewöhnliche Flimmerzellen sind, d. h. ob sie mit letzteren genetisch zusammenhängen, konnte ich auf meinen Präparaten nicht sicher feststellen, halte es jedoch für wahrscheinlich. In seltenen Fällen fand ich an der Gefäßwand auch Gebilde, wie sie auf Fig. 27, Taf. XXXIII dargestellt sind. Sie bestehen aus einer großen Flimmerzelle der eben beschriebenen Art, die aber einer bindegewebigen Erhebung der Gefäßwand aufsitzt wie auf einem kurzen und breiten Stiel. Eine weitere Differenzierung der großen Flimmerzelle prägt sich darin aus, daß nicht die ganze freie Fläche der Zelle, sondern nur die peripherische Region Cilien trägt. Es scheint dann, als ob man eine unvollkommen ausgebildete, auf einem Auswuchse der Gefäßwand sitzende Urnenwimperscheibe vor sich hätte.

Die Bedeutung der großen Flimmerzellen (*Flmz*), sowie der eben erwähnten eigenartigen Gebilde, wird erst bei Erörterung der Entwicklung der Urnen klar werden.

Endlich findet man, wie hervorgehoben, an der Wand fixe Urnen in verschiedenen Stadien ihrer Entwicklung (Fig. 50, Taf. XXXV, *U*).

Von Wichtigkeit ist der Umstand, daß der Zellbelag der äußeren Fläche der Gefäße in seinem Bau mit dem der inneren vollkommen übereinstimmt; wir begegnen hier durchaus denselben zelligen Elementen, nämlich: flachen Peritonealzellen, welche denen der Innenfläche bis zum Verwechseln gleichen, ferner Flimmerzellen und sogar, wie noch gezeigt werden wird, fixen Urnen. Diese histologischen Befunde könnten wohl die Ansicht stützen, daß die Auskleidung der Innenwand der Gefäße nichts andres als ein Peritonealzellbelag ist, und demnach die sogenannten Blutgefäße des *Sipunculus* eine Abteilung der Leibeshöhle, des Cöloms, darstellen. Zugunsten dieses Gedankens, der auch von A. Lang (»Trophocöltheorie« 1903) geäußert wird, sprechen auch andre Tatsachen, wie z. B. die Gleichheit der Formelemente der Cölom- und der Gefäßflüssigkeit. An den Gefäßwänden andrer Sipunculiden, *Phascolosoma* und *Phymosoma*, finden wir keine fixen Urnen; aber zwischen den Endothelial- und Flimmerzellen, welche auch bei diesen Formen die Gefäßwand bekleiden,

Digitized by Google

kommen besondere große Zellen vor, welche in ihrem Protoplasma gelbe Körnchen enthalten, sich mit Säurefuchsin intensiv färben, eine saure Reaktion zeigen, also eine nahe Verwandtschaft mit den den aufsteigenden Darmteil der Tiere bekleidenden »Chloragogenzellen« aufweisen, welche bekanntlich als Erzeugnisse des Peritonealepithels der Cölomwand aufgefaßt werden.

Infolgedessen scheint es mir kaum berechtigt, den Gefäßapparat der Sipunculiden als echte »Blutgefäße« anzusprechen, da derselbe mit dem, was man eigentlich unter Blutgefäßen versteht, kaum etwas zu tun hat. Vielmehr würde, meines Erachtens, für den in Rede stehenden Gefäßapparat die Bezeichnung »Tentakulargefäßsystem« (Brandt, 1871), oder die ältere, noch von Delle Chiaie 1823 (Memoria degli animalia senza vertebre, Vol. I, »Polische Blasen«) herrührende und in neuster Zeit, und zwar bei den französischen Autoren, wieder aufgetauchte Bezeichnung »Polische Gefäße oder Röhren« (»Tubes de Poli«), passen. Letztere Bezeichnung deutet aber auf eine Tendenz hin, den Gefäßapparat der Sipunculiden dem Wassergefäßsystem der Holothurien, insbesondere dem der Synaptiden, an die Seite zu stellen, was mir allerdings sehr gewagt scheint. Ich ziehe daher Brandts Bezeichnung »Tentakulargefäßsystem« vor.

An der Gefäßwand werden öfters eigenartige Erscheinungen beobachtet, indem einige der gewöhnlichen Endothelialzellen sich über die Wandfläche erheben, und allmählich eine längliche, birnförmige Gestalt annehmen (*End*, Fig. 24, Taf. XXXIII), so daß die Zelle nur durch einen dünnen Stiel mit der Wand verbunden bleibt. Schließlich lösen sich solche Zellen ganz ab und fallen in den Gefäßraum, bzw. in die Leibeshöhle. Fig. 24, Taf. XXXIII, zeigt verschiedene Stadien dieses Vorganges. Neben den gewöhnlichen flachen Endothelialzellen (*End*) sind auch solche zu sehen, welche mehr oder weniger über die Gefäßwand emporgehoben und ausgezogen sind. Weiterhin bemerkt man auch die bereits frei gewordenen Zellen (*Bl*), welche ihre birnförmige Gestalt noch kurze Zeit nach der Ablösung bewahren; allmählich nehmen sie dann die den Aomöbocyten gewöhnliche Form an.

Solche Zellen (*Bl*) flottieren in großen Mengen in der Blutflüssigkeit. Sie sind amöboid beweglich. Auf Schnitten, die mit Blochmannscher Flüssigkeit behandelt sind, erscheint ihr Plasma wie das der Endothelialzellen blaßgrün, zuweilen etwas bläulich gefärbt (Taf. XXXV, Fig. 53).

In der Blutflüssigkeit finden wir jedoch noch eine andre Art von Zellen in großer Menge. Diese Blutzellen sind größer, besitzen

Digitized by Google

eine kugelige oder ovoide Gestalt, einen exzentrisch gelegenen Kern und ein im Protoplasma eingelagertes Körperchen, das CUÉNOT (1891) anfänglich für eine Vacuole hielt. Diese Zellen sind wohl die »hématies« der französischen Autoren; sie enthalten nach CUÉNOT (1891) ein rotes Pigment, nämlich »Hämerythrin«, dem bei der Atmung eine wichtige Rolle zugeschrieben wird. Mit BLOCHMANNscher Tinktion färben sich diese Blutzellen intensiv grün, wodurch sie sich auf Schnitten scharf von den ersterwähnten Amöbocyten unterscheiden (vgl. Fig. 51 u. 55, Taf. XXXV). Ihr Herkommen habe ich nicht verfolgt. Endlich finden sich in der Blutflüssigkeit des *Sipunculus* noch körnige Phagocyten, die ich nicht näher beschreiben will, da eine ausführliche Darstellung der Formelemente des Sipunculidenblutes nicht die Aufgabe der vorliegenden Arbeit ist.

Das Tentakulargefäßsytem ist vollkommen geschlossen und steht weder mit der Leibeshöhle, noch mit der Außenwelt in Kommunikation. Dies ist die Ansicht der Mehrzahl der Autoren, welche sich mit der Anatomie von *Sipunculus* beschäftigten. Ich schließe mich dem vollkommen an, da ich weder auf Schnittserien, noch vermittels intravitaler Injektionen irgend eine Kommunikation nachweisen konnte. Mit dieser Meinung scheint METALNIKOFF (1900) nicht einverstanden zu sein. Obwohl er zugibt, daß die direkten Beobachtungen gegen eine Kommunikation der Gefäße mit der Leibeshöhle sprechen, führt er doch folgende Überlegungen zugunsten einer solchen Möglichkeit an. Erstens kämen in der Leibeshöhle dieselben Elemente wie in den Gefäßen vor. »Es ist schwer anzunehmen«, sagt er, »daß im Gefäßsystem sich dieselben Formelemente bildeten, welche in der Leibeshöhle zu finden sind, und daß es seine besonderen blutbildenden Organe besäße.« Nun haben wir bereits gefunden, daß wenigstens eine Art von Blutelementen tatsächlich in den Gefäßen, und zwar durch Ablösen von ihren Wänden, entsteht. Die Innenseite der Gefäßwand ist ja, wie schon betont, mit denselben Zellen wie ihre Außenseite bekleidet, wodurch für die Bildung dieser Formelemente dasselbe Material sowohl außerhalb, als auch innerhalb der Gefäße gegeben ist. Weiterhin befindet sich am Dorsalgefäß eine Drüse, welche METALNIKOFF selbst für ein blutbildendes Organ hält (S. 284, 1900). Die von dieser Drüse stammenden Blutzellen können wohl auch in den Hohlraum der Gefäße gelangen, ebenso wie in die Leibeshöhle.

Zweitens schließt METALNIKOFF aus den Resultaten seiner Injektionen von Methylenblau und Neutralrot in die Leibeshöhle, wobei die »Vacuolen« der roten Blutkörperchen entsprechend gefärbt wurden, daß

Digitized by Google

die Blutkörperchen aus der Leibeshöhle in die Gefäße hindurchtreten können. Daß Blutzellen durch die Gefäßwand hindurch wandern können, ist ganz richtig. Es fragt sich nur, ob es für die Erklärung dieses Vorganges wirklich nötig ist, das Vorhandensein irgendwelcher Kanälchen oder Spalten in der Gefäßwand anzunehmen. Meine Fig. 51, Taf. XXXV zeigt ein Blutkörperchen (*Hm*), das sich in einer Lücke des Bindegewebes der Gefäßwand befindet. Auf Fig. 52 sieht man ein gleiches Blutkörperchen, das aus der Gefäßwand in den Hohlraum des Gefäßes hineindringt; irgend ein besonderer Weg dazu, etwa ein Kanälchen, ist jedoch nicht vorhanden. Fig. 25, Taf. XXXIII zeigt ebenfalls das Eintreten einer Wanderzelle (*Phg*) in das Gefäß in dem Moment, wo die eine Hälfte des großen Kernes bereits im Hohlraum des Gefäßes, die andre dagegen noch in der Gefäßwand steckt.

Auf Metalnikoffs Fig. 27, Taf. XIX, die einem Silberpräparate entnommen ist, und die Zellgrenzen des flachen inneren Gefäßendothels zeigt, sind kleine, zwischen den Zellgrenzen liegende Öffnungen dargestellt, die »als dunkle Punkte in Erscheinung treten«. Durch diese Öffnungen könne wahrscheinlich der Gefäßraum mit der Leibeshöhle kommunizieren. Meiner Ansicht nach sind die dunklen Punkte nichts weiter, als die sogenannten Stomata oder Stigmata, wie sie sonst gewöhnlich in den Blut- und Lymphgefäßen zwischen den Epithelzellen vorkommen und als Wege angesehen werden, die die Blutzellen zu ihrem Wandern durch die Gefäßwand benutzen, ja die sogar bei diesem Durchwandern selbst gebildet werden. Diese Stigmata könnten wohl nicht als eigentliche Kommunikationen zwischen Gefäß und Leibeshöhle gelten, durch welche etwa auch die Urnen durchzuwandern imstande wären.

Es erübrigt noch, einer Drüse zu gedenken, die als ein verdickter rötlichbrauner Streifen dem Hinterende des Dorsalgefäßes entlang zieht. Sie wird von bindegewebigen Strängen oder Trabekeln, welche dem Bindegewebe der Gefäßwand entstammen, durchzogen; diese Trabekel bilden eine Art Netzwerk, wie es sonst für Lymphdrüsen charakteristisch ist. In den Maschenräumen des Netzwerkes sind große Mengen von Zellen eingelagert, wohl in Bildung begriffene Lymphzellen. Die Drüse fungiert also in erster Linie als blutbildendes Organ, wie schon Metalnikoff (1900) bemerkte. Ob es die roten Blutkörperchen sind, die in der Drüse entstehen, um ihre definitive Gestalt und Größe erst im freigewordenen Zustand zu erreichen, habe ich nicht direkt verfolgt, halte es aber für wahrscheinlich. Jedenfalls steht fest, daß die Drüse Formelemente des Blutes bereitet.

Was eine eventuelle excretorische Funktion dieser Drüse angeht, so wiedersprechen sich darüber die Angaben LADREYTS und ENRIQUES. LADREYT (1905) unterscheidet an der Drüse zwei Abschnitte, einen vorderen und einen hinteren, von denen der erste ein lymphogenes Organ sei, der zweite dagegen von excretorischer Funktion wäre. — Dem hinteren blinden Ende des Ventralgefäßes, an dem LADREYT vier konzentrische Zonen unterscheidet, käme eine hämatolytische Funktion zu; die centrale Zone bestünde aus verschiedenartigen Elementen, die sich in vollkommener Degeneration befänden; als Folge hiervon sollen sich an diesem Ort besondere, Harnsäure enthaltende, pigmentierte Körper bilden, die LADREYT für Excretionsprodukte hält. Solche Körper bildeten sich auch in der Anhangsdrüse des Dorsalgefäßes; sie gelangten durch einen Riß in der Gefäßwand in die Leibeshöhle und von da durch die Nephridien nach außen. ENRIQUES bestreitet (1903, 1906) die Ausführungen LADREYTS energisch. Er leugnet die hämatolytische Funktion des hinteren Endes des Ventralgefäßes, sowie die excretorische Leistung des hinteren Abschnittes des Rückengefäßes. Nach ihm sollen die Ansichten LADREYTS auf falscher Interpretation beruhen; denn die pigmentierten Körper (»corpi segmentali«), welche nach ENRIQUES aus pigmentführenden, zu einer Art Syncytium vereinigten Leucocyten beständen, sollen nach ihm respiratorisch tätig sein.

Ich will hier nicht in eine Diskussion dieser interressanten Frage, die wohl einer speziellen Untersuchung bedarf, eingehen. Es sei nur bemerkt, daß mir sowohl die Befunde LADREYTS, als auch die ENRIQUES nicht sehr überzeugend scheinen. Ein gewisser Ausgleich der Meinungen der genannten Autoren über die Leistungen des Gefäßapparates, scheint mir ferner nicht unmöglich.

Fassen wir das über den Bau und die Leistungen des Gefäßsystems Ermittelte kurz zusammen.

In morphologischer Beziehung ist das Gefäßsystem ein Teil der sekundären Leibeshöhle.

Die physiologische Funktion des Tentakulargefäßsystems ist eine ziemlich komplizierte und mannigfache. In erster Linie kommt seine mechanische Leistung in Betracht, nämlich die Erection der Tentakelkrone, was schon von BRANDT (1871) hervorgehoben wurde. Dank der Kontraktion der Gefäßwandmuskulatur wird die Flüssigkeit der Gefäße durch den Schlundsinus in die Tentakel gepreßt, die im erigierten Zustande als Greif- und Tastorgane fungieren, bei der Kontraktion der Tentakel werden dagegen die Gefäße aufgebläht.

Ferner kommt dem Gefäßsystem eine blutbereitende Funktion zu.

Wir haben darauf hingewiesen, daß wenigstens zwei Kategorien von Blutelementen sich im Gefäßapparat bilden, nämlich 1) diejenigen, welche sich von der Gefäßwand ablösen, und 2) die, welche in der Anhangsdrüse des Rückengefäßes gebildet werden. Weiterhin entstehen an den Gefäßwänden die Urnen.

Die Frage nach der respiratorischen und excretorischen Leistung der Gefäße muß, wie erwähnt, noch als unentschieden angesehen werden. In respiratorischer Beziehung könnte übrigens die Leistung des Gefäßsystems, wie das Brandt mit Recht bemerkt, für den Organismus kaum von Bedeutung sein; höchstens könnte dieser verhältnismäßig kleine Apparat nur für das Gehirn sorgen. Vielmehr müßten in respiratorischer Beziehung die Hautkanäle eine wichtige Rolle spielen, was auch Andreae (1882) hervorgehoben hat. Ein gewisser Anteil des Gefäßsystems an der Excretion scheint mir dagegen ziemlich wahrscheinlich. Wenn dies bei *Sipunculus nudus* noch bestreitbar ist, so steht die Sache bei andern Sipunculiden, wie *Phascolosoma*, *Phymosoma* u. a., außer Frage. Denn im Zellbelag ihrer Gefäßwand kommen zwischen den gewöhnlichen Endothelzellen noch Chloragogenzellen vor, welche bekanntlich excretorisch wirksam sind.

Die Entwicklung der Urnen.

a. Eigne Beobachtungen.

In erster Linie bemühte ich mich in der Gefäßwand irgendwelche fremde Keime oder Sporen aufzufinden, die den Anstoß zur Entwicklung von Urnen geben könnten; ich kam dabei zu demselben negativen Resultat wie Metalnikoff (1900).

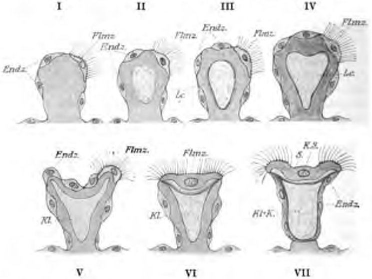
Im Entwicklungsgang der Urnen können wir sieben Hauptstadien unterscheiden, die schematisch auf Textfig. 4, I—VII dargestellt sind.

Taf. XXXIV zeigt eine Reihe successiver Entwicklungsstadien. Die Farben sind dabei genau den Präparaten, welche mit Safranin und Blochmannscher Lösung behandelt waren, nachgebildet, mit dem einzigen Unterschied, daß das Plasma der Zellen auf den Präparaten grünlich erscheint, während es auf den Figuren bläulich wiedergegeben ist.

Als allererster Anfang einer Urne tritt an der inneren Gefäßwand eine Erhebung des Bindegewebes auf, welche von Endothelialzellen bekleidet ist, deren Kerne sich an dieser Stelle vermehren. Die Erhebung vergrößert sich und ragt bald wie eine Knospe in den Gefäßraum empor. Hiermit ist das erste Entwicklungsstadium einer Urne gegeben (Textfig. 4 I,

Taf. XXXIV, Fig. 29); es ist ein Auswuchs des Bindegewebes der Gefäßwand, der von Endothelialzellen (*End*) bekleidet ist, unter denen sich in der Regel mindestens eine der Flimmerzellen des Endothels befindet (Fig. 30 u. 31, *Flmz*).

Auf einem folgenden Stadium (Textfig. 4, II) tritt im Innern der Knospe ein besonders differenzierter Bezirk hervor, der sich durch lockere Beschaffenheit der bindegewebigen Grundsubstanz auszeichnet (*Lc*). Diese Bildung ist, wie aus dem Folgenden klar wird, die



Textfig. 4.

Schematische Darstellung der Entwicklung der Urnen von *Sipunculus nudus* (s. im Text). *Endz*, Endothelialzellen; *Flmz*, Flimmerzeile; *Lc*, lockere Anlage der Binnensubstanz der Kuppel; *Kl*, kelchartige Anlage der Kuppel; *S*, Scheibe; *K*, Kuppel.

Anlage der Kuppelsubstanz. Fig. 30, Taf. XXXIV zeigt ein derartiges Stadium im Längsschnitt, Fig. 31 im Querschnitt. Auf letzterem ist eine große Flimmerzelle deutlich zu sehen.

Die erwähnte lockere Anlage besitzt zunächst keine scharfen Konturen. Bald aber beginnt das peripherische Bindegewebe gleichsam eine Wand (*W*) für diese Anlage zu bilden, wodurch sie auf dem nächsten, bzw. dritten Stadium eine scharf markierte Umgrenzung erhält (Fig. 4, III, Taf. XXXIV, Fig. 32, *W*). Die Bildung der lockeren Grundsubstanz der Kuppel muß von einem chemischen Umwandlungs-

prozeß im Bindegewebe begleitet sein, was daraus hervorgeht, daß in ihr bald eine Substanz auftritt, die sich bei gewissen Färbungen ganz eigenartig verhält. So färbt sie sich mit Safranin und BLOCHMANNscher Lösung charakteristisch violett. Von diesem Stadium an tritt die violette Färbung der Binnensubstanz der Kuppel auf allen unsern Figuren (Taf. XXXIV) hervor. Wie Fig. 33 u. 35 zeigen, erscheint sie zunächst in der peripheren Region der Anlage, unter der Wand (*W*), und breitet sich dann allmählich über die gesamte lockere Kuppelsubstanz (*Kch*) aus. Mit Safranin und der MALLORYschen Tinktion wird diese Substanz in ähnlicher Weise gefärbt, doch erscheint die Farbe nicht so rein wie bei ersterer Methode. Der rötliche Ton wird dabei wohl vom Safranin, der bläuliche dagegen von dem das Bindegewebe entsprechend färbenden Wasserblau (BLOCHMANNsche Lösung), bzw. Anilinblau (MALLORY), herrühren, die in diesem Falle anscheinend die Reste der bindegewebigen Grundsubstanz färben. Vom Safranin wird also die neu auftretende Substanz gefärbt.

Indessen fährt die Knospe fort, sich zu vergrößern, indem der distale (obere) Teil breiter wird als der proximale (basale), welcher gewöhnlich die Form eines Stieles annimmt, der die Knospe an der Gefäßwand befestigt (Fig. 33, 37, 38, Taf. III u. a.). Die distale Wand der lockeren Anlage beginnt sich allmählich gegen die Basis einzusenken, so daß sie auf einem weiteren Stadium eine kelchartige Gestalt erhält (Textfig. 4, IV). Fig. 33, Taf. XXXIV, zeigt den Längsschnitt durch ein solches Stadium; Fig. 34 u. 35 zeigen zwei Schnitte aus einer Querserie durch das gleiche Stadium, indem Fig. 34 aus der distalen, Fig. 35 dagegen aus der mittleren Region der Knospe stammt. Somit kommt der Kuppelinhalt zur Ausbildung, indem die Wand der kelchartigen Anlage (*W*) die innere Begrenzung der zukünftigen Kuppelwand bildet.

Während der Bildung des Kuppelinhalts werden auch die endothelialen Zellen, welche das Distalende der Knospe bekleiden, in die Einsenkung hineingezogen, auf welche Weise ein recht typisches Entwicklungsstadium entsteht, das wir als Stadium V bezeichnen wollen (Textfig. 4, V), und Fig. 36—39, Taf. XXXIV. Fig. 36 (links) stellt einen Übergang zu Stadium V dar; der Kelch (*Kh*) ist bereits ausgebildet, die Endothelialzellen (*End*) sind jedoch nicht ganz in seine Einsenkung hineingezogen. Auf Fig. 36 (rechts), Fig. 37 u. 38 ist dies schon geschehen.

An der Peripherie des Kelches, zwischen seiner Wand (W und W_1) und den Endothelialzellen befindet sich noch etwas Bindegewebe,

welches sich wohl an der definitiven Ausbildung der Kuppelwand beteiligen wird. Fig. 39 ist ein Querschnitt durch dieses Stadium; man bemerkt die äußere Kuppelwand (W_1) und die innere, bzw. distale, eingesenkte Wand des Kelches (W), zwischen denen die violett gefärbte Binnensubstanz sich findet; das peripherische restierende Bindegewebe, erscheint als dunkelblauer Streif um die Wand der Kuppelsubstanz (W_1 W_2); darum liegen die Endothelialzellen, unter denen sich eine Flimmerzelle befindet.

Diese Flimmerzelle ist dazu bestimmt, die Wimperscheibe zu bilden, indem sie sich stark vergrößert, allmählich die für die Scheibe charakteristische Gestalt erhält und sich dabei in der kelchartigen Einsenkung ausbreitet. Die Umwandlung der Flimmerzelle zur Wimperscheibe bildet das VI. Stadium in der Entwicklung der Urne (Textfig. 4, VI). Fig. 40 (links) zeigt eine Flimmerzelle, die im Beginn ihres Umbildungsprozesses begriffen ist. Fig. 41 stellt ein weiter vorgerücktes Stadium des erwähnten Prozesses dar; der Schnitt hat die sich entwickelnde Urne etwas schräg getroffen; die vergrößerte Wimperscheibe umwächst das distale Ende der bereits ausgebildeten Kuppelanlage. Die Flimmerzelle hat hier noch nicht die für die Wimperscheibe charakteristische Form erreicht; vielmehr scheint sie eine annähernd hufeisenförmige Gestalt zu besitzen. Hätten wir hier schon eine ausgebildete Scheibenzelle vor uns, so müßten wir bei den verschiedensten Schnittrichtungen (vorausgesetzt, daß der Kern der Zelle getroffen wäre) eine ganz andre Figur erhalten, als sie Fig. 41 zeigt. Auf Fig. 46, die zwei auf einem gemeinsamen Stiel sitzende, auf verschiedenen Entwicklungsstufen stehende Urnen darstellt, ist an der jüngeren (kleineren) Urne (U_2) die Ausbildung der Wimperscheibe noch etwas weiter vorgerückt.

Das schon (S. 562) erwähnte Vorkommen großer, eigenartiger Wimperzellen im Gefäßendothel (Taf. XXXIII, Fig. 26, 27, *Flmz*), die dem Übergangsstadium zu einer ausgebildeten Scheibenzelle sehr ähnlich sind, scheint zu beweisen, daß Flimmerzellen des Endothels tatsächlich auswachsen können, um sich in eine Wimperscheibe der Urne umzuwandeln. Die bindegewebige Erhebung auf Fig. 27 dürfte wohl einer in ihrer Entwicklung zurückgebliebenen Kuppelanlage entsprechen. Auch Fig. 42, Taf. XXXIV stellt eine unvollkommen ausgebildete Urne im Längsschnitt dar, denn ihre Kuppelanlage besitzt im Vergleich zu der nicht ganz entwickelten Scheibenzelle einen allzu geringen Umfang. Es können also Abweichungen vom normalen Entwicklungsgang vorkommen, die sich darin äußern, daß die Kuppelanlage gegenüber der Wimperscheibe mehr oder weniger zurückbleibt.

Digitized by Google

Kehren wir zu dem normalen Entwicklungsgang, und zwar zum VII. Stadium zurück, auf dem die fixe Urne ihre endgültige, früher beschriebene Gestalt erreicht (Textfig. 4, VII; Taf. XXXIV Fig. 43—45). Durch allmähliches Aufquellen der lockeren Binnensubstanz der Kuppel gelangt diese schließlich zu völliger Entwicklung. Das restierende peripherische Bindegewebe, samt den endothelialen Zellen, bildet die Wand der Urne. Die Mehrzahl der letzteren, welche die fixe Urne seitlich bekleiden, geht zugrunde; einige wenige dagegen (1—4) bleiben erhalten und bilden bei der freischwimmenden Urne die obenerwähnten, in der Kuppelwand eingelagerten Kerne, bzw. Zellen. Durch das Aufquellen der Binnensubstanz der Kuppel wird deren Wand stark gedehnt und gespannt, weshalb sie das Ansehen einer sehr dünnen Membran erhält, die eigentlich bindegewebig-epithelialer Natur ist. Die verbleibenden (nicht abgeworfenen) Kerne der Endothelialzellen erscheinen dabei mehr oder weniger in die Kuppelwand eingedrängt. In der Region, wo sich die Kuppel an die Wimperscheibe ansetzt, ist, wie schon hervorgehoben, die Spannung ihrer Wand geringer, weshalb der Endothelzellbelag an dieser Stelle besser erhalten bleibt und daher deutlicher hervortritt; auf diese Weise wird der zarte äußerste Saum um die Halsregion der Urne hervorgebracht (*d*), dessen wir oben (S. 549) gedachten. Da sich an dieser Stelle der epitheliale Saum von der bindegewebigen Schicht der Wand unter Umständen abheben kann, so erklärt sich, weshalb auf manchen Präparaten die Wand des Halses gleichsam längsgespalten erscheint.

Die eingesenkte obere Kelchhöhle bildet die Scheidewand (*Schd*) zwischen Kuppel und Hals. Der zwischen dieser Scheidewand und der Scheibenzelle verbleibende Raum, in dem sich noch Reste des umgewandelten peripherischen Bindegewebes erhalten, bildet den Abschnitt, den wir als Hals (*H*) bezeichneten.

Einen Beleg für die eben dargelegten Verhältnisse liefern Präparate, an denen die Farbendifferenzierung scharf hervortritt. Fig. 54, Taf. XXXV ist ein Längsschnitt durch eine freie Urne, der stark mit Boraxkarmin und hierauf mit Blochmannscher Lösung gefärbt war; die plasmatischen Teile erscheinen rot, die bindegewebigen dagegen blau. Man erkennt nun, daß die Scheidewand (*Schd*) und die innere Begrenzung der Kuppelwand bindegewebiger Natur sind. In der Nähe der Wimperscheibe tritt deutlich der äußerste, weiter nach unten auf die Kuppelwand übergehende Saum (*d*) auf, der aber rötlich gefärbt erscheint und demnach wohl nicht bindegewebiger, sondern endothelialer Herkunft sein muß. Auf einem andern, nach derselben Methode behandelten

Schnitt durch ein Schüsselchen konnte ich in der Scheidewand der Kuppel ein zartes rötliches Säumchen wahrnehmen, das besonders auffallend da erschien, wo ein Kern lag.

Was das Schicksal der übrigen Endothelialzellen betrifft, welche die Einsenkung des Kelches bekleideten, so gehen diese ebenfalls zugrunde, indem sie einfach abgeworfen werden können; ihre Stelle nimmt die große Flimmerzelle ein, die schließlich zur Wimperscheibe wird. Der Oberfläche der Wimperscheibe junger fixer Urnen liegen öfters einige Kerne an (Fig. 43 u. 45, *Ke*), welche augenscheinlich den zugrunde gehenden Endothelialzellen angehören. Es ist jedoch schwer mit Sicherheit zu sagen, ob wir es hier wirklich mit abortiven Endothelkernen, oder mit anhängenden Blutzellenkernen zu tun haben. In einzelnen Fällen glaube ich eine Degeneration der Endothelkerne beobachtet zu haben, wie es Fig. 40 (rechts) an einer Flimmerzelle zeigt.

An dem Stiel, der die fixe Urne mit der Gefäßwand verbindet, bildet sich eine Einschnürung, womit die Urne zum Abreißen fertig wird. Nachdem sie sich vom Stiel befreit hat, nimmt ihre Kuppel eine mehr abgerundete Gestalt an. Den Ablösungsmoment einer fixen Urne habe ich direkt nicht beobachtet; aller Wahrscheinlichkeit nach muß sich dieser Vorgang aber unbedingt vollziehen. Im Gefäßraum habe ich häufig freie Urnen gefunden, die ihren geringen Dimensionen nach den fixen Urnen entsprachen (Taf. XXXII, Fig. 13, Vergrößerung 1460). Die freigewordenen Urnen werden sich wohl in der Leibeshöhlenflüssigkeit weiter vergrößern, um ihre normalen Dimensionen zu erreichen.

Die Prüfung der Entwicklungsgeschichte der Urnen zeigt uns, daß die Anlage ihrer Kuppel endogen im Bindegewebe und auf Kosten desselben entsteht, während die zelligen Elemente aus der endothelialen Bekleidung der Gefäßwand hervorgehen. Der Entwicklungsgang der Urnen ist also keine Embryogenese, sondern eine Histogenese.

b. Rückblick auf die früheren Angaben über die Entwicklung der Urnen.

Cuénot (1891) beschrieb die Entwicklung der Urnen an der äußeren Gefäßwand folgendermaßen. Eine fixe Urne wird in der Querachse eingeschnürt, der obere Teil löst sich ab und schwimmt in Gestalt einer normalen Urne fort; der basale Teil dagegen, der anfänglich eine einfache, mit der Gefäßwand verbundene Blase darstellt, vergrößert sich, erhält einen bewimperten Rand, teilt sich sodann wieder in zwei Teile, von denen der obere sich wiederum als fertige Urne ablöst.

Hiermit scheint CUÉNOT eigentlich nicht die Entwicklung, sondern nur das Ablösen der fixen Urnen dargestellt zu haben.

Über die Histogenese der Urnen liegen bis jetzt Angaben von METALNIKOFF (1900) und LADREYT (1904) vor.

METALNIKOFF läßt die Urnen aus zwei Zellen der Gefäßwand hervorgehen. Zunächst soll sich ein kleiner, aus zwei Zellen bestehender Auswuchs bilden, indem die eine Zelle den Auswuchs bilde, die andre dagegen eine an letztere seitwärts angelagerte Flimmerzelle wäre. Der Auswuchs nähme bald die Gestalt einer Schale an, und die Flimmerzelle umwachse dann deren Rand und bilde die Wimperscheibe. Hierauf werde die Schale größer, ihr Fuß dagegen dünner, und das ganze Gebilde erhalte die Gestalt einer Urne. Diese Darstellung entspricht wohl METALNIKOFFS Auffassung der Urnen als zweizellige Gebilde. Wir wissen aber schon, daß der Auswuchs, von dem METALNIKOFF spricht, in Wirklichkeit nicht aus zwei Zellen besteht, sondern komplizierter gebaut ist, indem an seinem Aufbau das Bindegewebe und mehrere Endothelzellen teilnehmen. Die von METALNIKOFF beobachtete Schale wird wohl der kelchartigen Anlage der Kuppel entsprechen. Wenn also der Entwicklungsgang der Urnen, wie ihn METALNIKOFF schildert, in manchen wesentlichen Punkten von dem wirklichen Sachlage abweicht, so muß doch der Grundgedanke, daß die Urnen auf Kosten der histologischen Elemente der Gefäßwand selbst entstehen, als richtig angesehen werden.

Nach LADREYT (1904) findet an gewissen Stellen der Gefäßwand eine lebhafte Kernteilung per »Stenose« statt, infolgedessen soll sich ein »nid de noyaux« bilden, in dessen Centrum in der Regel eine große sehr flache Flimmerzelle vorkäme. Dieses »Kernnest« soll von einer äußeren und einer inneren Endothelialzone bekleidet sein; das ganze Gebilde wird als »bourgeon urnigène« (»Urnenknospe«) bezeignet. Da die erläuternden Zeichnungen fehlen, so bleibt unklar, was für Kerne, ob nämlich die des Bindegewebes oder die der Endothelialzellen sich teilen sollen; ferner versteht man nicht leicht, in welcher Weise eigentlich eine »äußere und eine innere (?) endotheliale Zone« den »bourgeon urnigène« bekleiden sollen. Eine solche Urnenknospe springt nach LADREYT bald in den Gefäßraum vor und zeigt in diesem Zustande a. eine reichlich mit Wimpern versehene Flimmerzelle mit centralem Kern (»vésicule sombre«), b. eine lockere bindegewebige Masse, die vermittels eines Stieles mit der Gefäßwand verbunden ist; diese Masse und der Stiel sind äußerlich von einer endothelialen Lage bekleidet. Die Urnen entstünden sowohl im dorsalen als auch im ventralen Gefäß,

Digitized by Google

sowohl an der Innen- als an der Außenwand derselben. Nach LADREYT sollen sämtliche Kerne der endothelialen Bekleidung der Urne degenerieren, abgesehen von zwei, die für die »vésicule claire« und »vésicule sombre«, d. h. für die Kuppel und die Wimperscheibe, bestimmt sind. LADREYT behauptet sämtliche successive Stufen des Degenerationsprozesses der Kerne verfolgt zu haben. Wie oben erwähnt (S. 572) habe ich auch eine Art von Kerndegeneration an einer Flimmerzelle beobachtet; dennoch wird, meiner Ansicht nach, die Mehrzahl der die Urne äußerlich bekleidenden Endothelialzellen gewöhnlich einfach abgeworfen; denn an völlig ausgebildeten fixen Urnen zeigen die Kerne ihrer endothelialen Bekleidung in der Regel keine Spur von Degeneration; dasselbe gilt auch für die Kerne der Kuppelwand der freigewordenen Urnen. Ich bin übrigens weit davon entfernt, die Befunde LADREYTS zu leugnen; unter Umständen könnte wohl eine Degeneration der Endothelkerne eintreten; ich halte aber das einfache Abwerfen der Endothelzellen für den gewöhnlichen Vorgang.

Die Befunde LADREYTS können, soweit die kurze Beschreibung urteilen läßt, wohl im großen und ganzen mit den meinigen in Einklang gebracht werden; abgesehen davon, daß er die typische kelchartige Anlage der Kuppel im Bindegewebe vermißt zu haben scheint und nur einen einzigen Kuppelkern verbleiben läßt, während wir in der Kuppelwand der fertigen Urne häufig mehr als einen Kern fanden (1—4).

Entstehen der Doppelurnen und der Schüsselchen.

Nachdem wir den Entwicklungsgang der fixen Urnen verfolgt haben, wird das Entstehen der Doppelformen leicht begreiflich. Wir haben bereits erwähnt, daß sich auf einem gemeinsamen Stiel zwei, ja sogar mehr Urnen bilden können; diese können annähernd gleich groß, von gleichem Entwicklungsgrad und innigst untereinander verwachsen sein. In dieser Weise entstehen doppelte fixe Urnen, wie sie auf Fig. 47, Taf. XXXIV; 48, Taf. XXXV abgebildet sind. Auf Fig. 48 sind die beiden Wimperscheiben der doppelten fixen Urne ganz nahe bei einander gelagert, und ihre Kuppelanlagen sind fast ganz untereinander verwachsen. Löst sich ein derartiges Gebilde ab, so haben wir eine freischwimmende Zwillingsurne. Fig. 36, Taf. XXXIV zeigt eine doppelte fixe Urne auf einem früheren Stadium, nämlich während der Bildung der kelchartigen Anlagen der Kuppeln (Stadium V, Textfig. 4).

Wie hervorgehoben, können sich auf einem gemeinsamen Stiel auch

mehr als zwei fixe Urnen bilden, wodurch das Entstehen der freien Drillingsurnen verständlich wird. Fig. 49, Taf. XXXV zeigt auf einem gemeinsamen Stiel eine größere Anzahl von Urnenanlagen und zwar mindestens fünf (U_1—U_5), von denen zwei ganz ausgebildet sind, drei dagegen sich auf jüngeren Entwicklungsstadien befinden. Die Entwicklung der Schüsselchen wurde bereits oben (S. 557) erörtert.

Wie gelangen die Urnen in die Leibeshöhle.

Es erübrigt nun, die Frage zu beantworten, die von Metalnikoff offen gelassen wurde, wie die in den Gefäßen entstehenden Urnen in die Leibeshöhle gelangen, wo sie in so großen Mengen auftreten. Die

Textfig. 5.

Querschnitt durch ein Gefäß von *Sipunculus nudus*. Fixe (*Ua*) sitzen auch an der Außenseite der Gefäßwand. *U*, Urnen an der Innenseite; *E*, Endothel-, bzw. Peritonealzellen; *Oe*, Wand des Oesophagus. Vergr. etwa 240.

Gefäßwand entbehrt ja, wie oben betont, jeglicher Öffnungen oder Kanälchen, welche als Wege für das Durchwandern der Urnen dienen könnten. Die Frage löst sich aber von selbst, wenn man in Betracht zieht, daß sich fixe Urnen sowohl an der Außenseite, als auf der Innenseite der Gefäßwand entwickeln. Diese Tatsache konnte ich mit Sicherheit auf meinen Schnittserien nachweisen. Textfig. 5 zeigt solche an der Außenseite der Gefäßwand sitzende Urnen. Der Umstand, daß Metalnikoff keine fixen Urnen an den Außenwänden der Gefäße fand und deshalb auch die obige Frage unbeantwortet lassen mußte, rührt meiner Ansicht nach hauptsächlich daher, daß bei der Fixierung und nachfolgenden Behandlung der Gefäße die außen

Digitized by Google

sitzenden Urnen leicht abgerissen werden und deshalb auf den Schnittserien kaum aufzufinden sind. Für diese Möglichkeit scheint mir die Tatsache zu sprechen, daß bei Anwendung gewisser Fixierungsmittel, z. B. von Alkohol-Essigsäure nach Carnoy, und nachfolgender vorsichtiger Behandlung beim Einbetten, fixe Urnen durchaus nicht selten an der Außenseite der Gefäße erhalten bleiben. An Schnittserien dagegen, welche mit Osmiumsäure, Pikrinschwefelsäure u. a. konserviert worden waren, konnte ich nur in sehr seltenen Fällen fixe Urnen außerhalb der Gefäße konstatieren.

Weiterhin scheint mir die Möglichkeit durchaus nicht ausgeschlossen, daß sich Urnen auch an andern Stellen der Cölomwand, wo eine ähnliche histologische Beschaffenheit des Peritonealgewebes vorliegt, bilden könnten.

Ladreyt (1904) bemerkt beiläufig, daß die Urnenknospen sowohl außerhalb, als auch innerhalb des Gefäßes auftreten, sucht aber noch andre Wege nachzuweisen, auf welchen die Urnen in die Leibeshöhle gelangen. Erstens könnte dies durch »diapédèse à travers les stomates intracellulaires des tubes oesophagiens« geschehen. Diese Vermutung scheint mir kaum wahrscheinlich. Denn die Urnen sind ja zu groß, sowie ihrem Baue nach kaum dazu angepaßt, um durch die kleinen Stomata durchzudringen. Auch habe ich nie in der Gefäßwand durchwandernde Urnen getroffen, obwohl ich viele Hunderte von Schnitten durchmustert habe.

Ferner sollen sich nach Ladreyt von der Gefäßwand eine Art von Knospen abschnüren, welche denselben Bau wie die Gefäße besäßen, um dann in die Leibeshöhle zu fallen; die in einem solchen abgelösten Rest des Gefäßes, wie etwa in einer Cyste eingeschlossenen Urnen sollen nach Ladreyts Vermutung später in die Leibeshöhle herausschlüpfen. Um diese höchst eigentümlichen Vorgänge zu beurteilen, müßten zunächst die Zeichnungen des Autors vorliegen. Ich habe wohl an meinen Schnittserien ähnliche Bilder gesehen, nämlich daß das Gefäß an gewissen Stellen gleichsam in zwei Abteilungen, eine äußere (kleinere) und eine innere geteilt erschien. Ob sich aber diese äußere Kammer schließlich ablöst, um in die Leibeshöhle zu fallen und in letztere die in ihre eingeschlossenen Urnen zu entleeren — das ist eine Frage, die mir keineswegs ausgemacht erscheint. Hoffentlich finden wir Belege dazu in der ausführlichen Arbeit Ladreyts.

Digitized by Google

III. Urnen andrer Sipunculiden.

Gebilde, welche den Urnen von *Sipunculus nudus* entsprechen, sind auch bei andern Sipunculiden vorhanden. Sie weichen aber in ihrem Aussehen von den obenbeschriebenen ziemlich auffallend ab. Bei denjenigen Arten, welche freie Urnen in ihrer Cölomflüssigkeit enthalten, kommen auch festsitzende vor, und zwar an dem aufsteigenden Teil des Darmkanals. Das Umgekehrte wäre aber nicht richtig, d. h. nicht alle Sipunculidenarten, welche fixe Urnen besitzen, enthalten auch freischwimmende in ihrer Leibesflüssigkeit. Wir haben nun in der historischen Übersicht bereits erwähnt, bei welchen Sipunculiden festsitzende Urnen konstatiert worden sind. Vermutlich sind diese an der Darmwand sitzenden Gebilde eine allgemeine Erscheinung bei den Sipunculiden und fehlen nur bei den Arten, welche, wie *Sipunculus nudus*, an ihrer Stelle die oben beschriebenen Urnen an den Gefäßen besitzen.

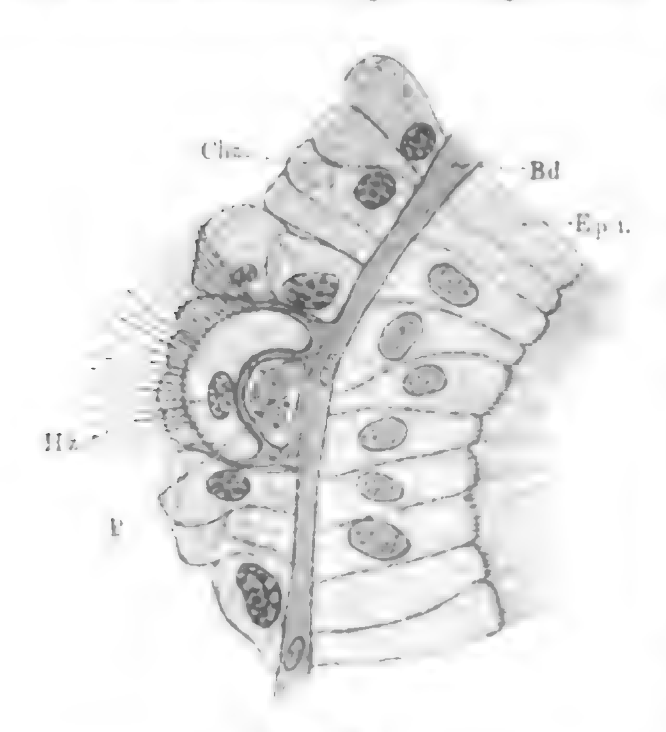
Freie Urnen enthalten *Phascolosoma varians* (vgl. Cuénot, 1891) und *Phymosoma granulatum*. Bei den beiden Gattungen sind sie einander sehr ähnlich, weshalb wir uns auf eine Beschreibung der *Phymosoma*-Urnen, der »coupes ciliées« oder der *Kunstleria gruveli* der französischen Autoren, beschränken wollen.

Solch eine »coupe ciliée« besteht aus einer bindegewebigen Blase (Taf. XXXIII, Fig. 28 *B*), welche äußerlich von einer Schicht Zellen bekleidet ist, die körniges Protoplasma und einen runden Kern besitzen, infolgedessen die gewölbte Oberfläche der Urne ein höckriges Aussehen besitzt. Oben zeigt diese Blase eine wenig tiefe Einsenkung, die von einer eigentümlich gestalteten hufeisenförmigen Wimperzelle (*Hz*) mit großem ovalen Kern umgrenzt ist. Durch das lebhafte Schlagen der Cilien wird die Urne in der Leibeshöhlenflüssigkeit herumgetrieben. Ihre Bewegungen sind aber nicht so geradlinig wie die der *Sipunculus*-Urnen, sondern mehr wackelnd, unregelmäßig rotierend. Außerdem strudeln die Cilien, wie bei den *Sipunculus*-Urnen, allerhand im Blut schwebende Körperchen zu einem großen Klumpen zusammen, der ebenfalls von der Urne herumgeschleppt wird. Fig. 55, Taf. XXXV zeigt einen Längsschnitt durch eine solche *Phymosoma*-Urne, der nach der öfter erwähnten Methode Safranin-Blochmannsche Flüssigkeit behandelt war. Die Blase erscheint blau gefärbt, was ihre bindegewebige Natur offenbart.

Was die Natur der äußeren Zellen der Urne angeht, so müssen wir erst den Bau der am aufsteigenden Darm festsitzenden Urnen

Digitized by Google

betrachten. Diese wurden von CUÉNOT (1900) und HÉRUBEL (1902) bei *Phascolosoma* eingehend beschrieben. Diejenigen von *Phymosoma*, wie auch andrer Sipunculiden-Arten, unterscheiden sich kaum von den obengenannten. Eine derartige fixe Urne stellt eine Erhebung der Darmwand dar, an deren seitlicher Oberfläche sich eine Einsenkung befindet, die von einer großen hufeisenförmigen Wimperzelle umgrenzt ist; wie bei den freien Urnen werden auch hier allerlei in der Blutflüssigkeit flottierende Partikel in wirbelnde Bewegung versetzt und in die Einsenkung hineingetrieben. Die bindegewebige Erhebung ist, wie auch der fragliche Darmabschnitt überhaupt, von Chloragogenzellen bekleidet. Textfig. 6 zeigt eine solche fixe Urne von *Aspidosiphon Mülleri*. Stellen wir uns nun vor, daß sich ein derartiges Gebilde von der Darmwand ablöst und in die Leibeshöhle fällt, so haben wir eine typische »coupe ciliée« vor uns. Die die Urne äußerlich bekleidenden Zellen werden also wohl nichts andres als Chloragogenzellen sein, mit denen sie übrigens auch große Übereinstimmung zeigen. Ihr Protoplasma enthält Körnchen und Kügelchen wie die Chloragogenzellen, und sie verhalten sich in entsprechender Weise wie letztere, gegenüber verschiedenen in die Leibeshöhle injizierten Stoffen, so Karmin und Neutralrot, indem sie diese aufnehmen.



Textfig. 6.

Frontalschnitt durch eine fixe Urne von *Aspidosiphon Mülleri*. *Bd*, bindegewebig-muskulöse Schicht der Darmwand; *Chz*, Chloragogenzellen; *Hz*, hufeisenförmige Flimmerzelle; *Ep.i*, Darmepithel; *P*, in die Einsenkung hineingetriebene Partikel. Vergr. 650.

In der Leibesflüssigkeit von *Phymosoma* habe ich auch doppelte Urnen beobachtet, deren Entstehen sich wohl in ähnlicher Weise erklären läßt, wie das der Zwillingsurnen von *Sipunculus nudus*.

Nach KUNSTLER und GRUVEL sollen die die Urne äußerlich bekleidenden Zellen das »Ectoderm« des angeblichen genitogastrulaartigen Mesozoon vorstellen; der Innenraum der bindegewebigen Blase soll dagegen dem »Blastocöl« entsprechen; was das »Entoderm« angeht, so würde dasselbe teilweise von den Chloragogenzellen, teilweise von

Digitized by Google

den in die Einsenkung der Urne hineingetriebenen Blutelementen vorgetäuscht sein.

Vergleichen wir die Urnen von *Sipunculus nudus* und die von *Phymosoma* untereinander, so ergibt sich, daß, trotz auffallender Unterschiede, beide Gebilde nicht specifisch verschieden sind, sondern in ihrem Bau eine volle morphologische Übereinstimmung nachweisen lassen. Wir begegnen in beiden Fällen einem mehr oder weniger aufgeblähten bindegewebigen Teil, der Kuppel der *Sipunculus*-, bzw. der Blase der *Phymosoma*-Urnen, welche eine große, eigentümlich gestaltete Wimperzelle, die Wimperscheibe (*Sipunculus*), bzw. die hufeisenförmige Zelle (*Phymosoma*) trägt. Die der Kuppel oder Blase angehörigen Kerne, bzw. Zellen, sind in beiden Fällen dem Peritonealzellbelag entnommen. Dementsprechend werden in der Kuppelwand der *Sipunculus*-Urnen die für den Zellbelag der Gefäßwand charakteristischen flachen Endothelial- oder Peritonealzellen angetroffen, die Blase der *Phymosoma*-Urnen ist dagegen von Chloragogenzellen bekleidet, welche am aufsteigenden Darm, an dem sich diese Urnen bilden, in großen Mengen vorkommen.

Wie erwähnt, finden sich nach ANDREWS (1890) bei *Sipunculus gouldii* und nach CUÉNOT (1902) bei *Sipunculus arcassonensis* keine Urnen vom *Sipunculus*-Typus, weder in der Leibeshöhle, noch an den Gefäßwänden; dagegen wurden bei diesen Arten fixe Urnen des *Phymosoma*-Typus beobachtet. ANDREWS nannte diese an der Darmwand sitzenden Gebilde »Pseudostoma«. Bei *Sipunculus nudus* finden sich solche Pseudostoma weder an der Darmwand noch an den Mesenterien. Es liegt daher der Gedanke nahe, daß die beiderlei Urnen einander entsprechen und sich bei verschiedenen Sipunculiden-Arten gegenseitig vertreten.

Meines Erachtens sind die Urnen des *Phymosoma*-Typus primitiver als die des ersten Typus. Die Wimperscheibe der letzteren ist komplizierter und erlangt einen bedeutend höheren Differenzierungsgrad als die hufeisenförmige Wimperzelle der *Phymosoma*-Urnen. Wir haben oben bemerkt, daß die Wimperscheibe der *Sipunculus*-Urnen bei ihrer Entwicklung aus einer Flimmerzelle des Endothels ein annähernd hufeisenförmiges Stadium durchläuft, bevor sie ihre definitive Gestalt erreicht. Die Kuppel der *Sipunculus*-Urnen ist ebenfalls komplizierter als die Blase der Urnen des zweiten Typus, was, wie früher betont, die vollkommenere Bewegungsweise der *Sipunculus*-Urnen bedingt.

Ich halte es für wahrscheinlich, daß sich ursprünglich an der

Digitized by Google

Darmwand und den Mesenterien festsitzende Urnen entwickelten (wie u. a. bei *Aspidosiphon Mülleri*); gelegentlich konnten diese von ihrer Ursprungsstelle abreißen und in der Leibeshöhle herumschwimmen (wie bei *Aspidosiphon Steenstrupii* [SELENKA, 1883]); da nun solch bewegliche Gebilde ihre Funktion besser vollziehen, als die festsitzenden, so konnte diese Ablösung der Peritonealwimperelemente zu einer konstanten, normalen Erscheinung werden (wie z. B. bei *Phymosoma granulatum* und *Phascolosoma varians*). Bei *Sipunculus nudus* dagegen, wo die histologische Struktur der Gefäßwand dazu günstig ist, bildete sich an diesem Ort ein komplizierterer, seiner Rolle besser angepaßter Urnentypus hervor.

IV. Über die nichtparasitäre Natur, sowie die physiologische und morphologische Bedeutung der Urnen.

Aus den im vorstehenden dargelegten Untersuchungen folgt, daß die Urnen keine Parasiten, sondern organische Elemente, Erzeugnisse der sie enthaltenden Sipunculiden sind.

Wir wollen nun kurz die Gründe, welche KUNSTLER und GRUVEL zugunsten ihrer Ansicht, die Urnen seien parasitische Mesozoen, anführen, kritisch besprechen. In erster Linie kommt die Entwicklung der Urnen, wie sie von den genannten Autoren dargestellt wird, in Betracht. Wie oben schon betont, gibt es am Boden der »Schüsselchen« keine Zellen, welche als Genitalzellen gelten könnten. Ferner müssen wir berücksichtigen, daß KUNSTLER und GRUVEL die Umwandlung einer solchen »Genitalzelle« in eine Urne nicht direkt beobachteten, vielmehr fanden sie in der Blutflüssigkeit eigentümliche kleine Gebilde, denen sie die Bedeutung von Entwicklungsstadien zuschrieben. Es geht aber aus ihren Angaben keineswegs hervor, daß die von ihnen aufgefundenen und in DELAGES »Traité de Zoologie concrète« abgebildeten Elemente wirklich Stadien des Entwicklungsprozesses sind. Vor allem fehlt der Übergang von der sog. Genitalzelle zu dem merkwürdigen zweizelligen Stadium, bei dem die eine Zelle (zukünftige »vésicule sombre« oder Wimperscheibe) in das Protoplasma der andern, eine große Vacuole enthaltenden amöboiden Zelle (zukünftigen »vésicule claire« oder Kuppel) eingelagert ist. Was eigentlich die von den Autoren abgebildeten amöboiden »Entwicklungsstadien« bedeuten sollen, ist schwer zu sagen; eines ist jedoch klar, daß aus einem solchen zweizelligen Gebilde wohl überhaupt keine Urne hervorgehen könnte. Dem von den Autoren vermuteten Entwicklungsmodus der Urnen liegt ja die Voraussetzung zugrunde, daß die »vésicule

claire« oder Kuppel von einer einzigen, stark aufgeblähten Zelle gebildet werde. In Wirklichkeit ist aber die Kuppel, wie hervorgehoben, ein komplizierteres Gebilde, an dessen Aufbau sich vor allem auch Bindegewebe beteiligt.

Als weiteren Beweis für die parasitische Natur der Urnen führen KUNSTLER und GRUVEL die Tatsache an, daß es ihnen gelungen ist, dieselben im Uhrglas im Dunkeln bis 12 Tage am Leben zu erhalten; wobei sie konstatierten, daß sich die Zahl der großen Formen, bzw. Schüsselchen, sowie die der kleinen amöboiden Formen allmählich vermehrte. Wir haben bereits betont, daß die Schüsselchen, obwohl sie keine selbständigen »geschlechtsreifen« Organismen sind, dennoch als völlig ausgewachsene normale Urnen angesehen werden dürfen; hieraus folgt für den angeführten Versuch von KUNSTLER und GRUVEL eine andre Deutung. Anders würde gewiß die Sache liegen, wenn nachgewiesen wäre, daß in einem Uhrglas, in dem ein Paar Schüsselchen isoliert waren, nach einiger Zeit junge Urnen auf verschiedenen Entwicklungsstadien auftraten. Wären die »zweizelligen amöboiden Gebilde« wirklich, wie dies KUNSTLER und GRUVEL behaupten, Entwicklungsstadien der Urnen, so hätten sie ja wohl in 12 Tagen Zeit genug, um etwas in ihrer Entwicklung fortzuschreiten, d. h. insofern sie wirklich von den im Uhrglas befindlichen Schüsselchen erzeugt würden, was jedoch an und für sich sehr zweifelhaft erscheint. Mir ergaben derartige Versuche mit isolierten Schüsselchen keine positiven Resultate, obwohl ich sie 4 bis 5 Tage im Uhrglas erhalten konnte; sie starben schließlich ab, ohne irgend eine Nachkommenschaft zu hinterlassen.

Die übrigen Argumente, welche KUNSTLER und GRUVEL zugunsten ihrer Ansicht beibrachten, sind schon von METALNIKOFF (1900) analysiert worden. Seinen sich darauf beziehenden kritischen Bemerkungen kann ich, trotz der gegen sie gerichteten Einwände von GINESTE (1901, 2) auf Grund meiner eignen Beobachtungen nur beistimmen. Es kann nämlich das Fehlen der Urnen bei einzelnen Individuen von *Sipunculus nudus* (eins bis zwei auf Hunderte) nicht als Beweis ihrer parasitischen Natur gelten, wie es KUNSTLER u. GRUVEL behaupten; denn nach aufmerksamer Untersuchung sind in der Leibeshöhle solch urnenloser Individuen Reste abgestorbener Urnen aufzufinden; die Urnen sind also bei diesen Individuen vorhanden gewesen, doch infolge irgendwelcher pathologischer Prozesse zugrunde gegangen.

Ebenso kann auch der Umstand, daß die Zahl der Urnen bei verschiedenen Individuen, sowie mit den Jahreszeiten variiert, nicht für

Digitized by Google

ihre parasitische Natur von Bedeutung sein. Verschiedene Bedingungen können ja die wechselnde Zahl der Urnen in der Blutflüssigkeit beeinflussen. METALNIKOFF weist auf die weißen Blutkörperchen hin, deren Zahl sich unter verschiedenen Einflüssen ändern kann, und die deshalb doch nicht für Parasiten gehalten werden[1]. Meines Erachtens müssen solche Schwankungen in der Zahl der Urnen im Zusammenhang mit ihrer Funktion normal auftreten. Denn bei der Reinigung der Leibeshöhlenflüssigkeit, und zwar bei der Bildung der sogenannten »braunen Körper« (siehe unten), gehen die Urnen massenhaft zugrunde.

Wenn also die Urnen keine fremden Organismen sind, so fragt sich, welche physiologische Rolle ihnen im Organismus der genannten Tiere zukommt. Vor allem kommt hier ihre Fähigkeit in Betracht, allerhand Körperchen aufzusammeln und zu agglutinieren; daß dies von Bedeutung für die Reinigung der Cölomflüssigkeit ist, wurde schon von manchen Autoren, insbesondere von CUÉNOT (1902) hervorgehoben. Aufgesammelt werden verschiedenartige, in der Leibesflüssigkeit vorkommende feste Körnchen, wie z. B. die gelbbraunen Excretkörnchen, die in großen Mengen von den Chloragogenzellen in die Leibeshöhle ausgeschieden werden, oder Sandkörnchen, injizierte Tuschekörnchen, Karmin, weiterhin Bakterien, schließlich auch Zellreste, degenerierende Blutkörperchen, ältere Phagocyten, die selbst schon verschiedene Partikel aufgenommen haben, und deren Lebensfähigkeit ziemlich abgeschwächt ist, usw. Normale und gesunde Elemente der Cölomflüssigkeit entgehen dagegen der agglutinierenden Tätigkeit der Urnen, indem sie, wie CUÉNOT mit Recht betonte, leichter aus dem von den Wimpern der Urne erzeugten Strudel hinausgleiten.

Die Urnen nehmen jedoch keine festen Körper, wie z. B. Excretkörnchen, Tusche u. a., in ihr Inneres auf. Sie können auch deswegen nicht als Phagocyten im gewöhnlichen Sinne angesehen werden. Injektionen von Ferrum saccharatum in die Leibeshöhle des *Sipunculus*, das bekanntlich in der Regel von den Phagocyten aufgenommen und in ihnen durch mit Salzsäure versetzte Lösung von gelbem Blutlaugesalz nachgewiesen wird, ergaben keine positiven Resultate; im Innern der in dieser Weise behandelten Urnen trat keine Blaufärbung auf.

[1] »Sollten also die kompliziert aufgebauten, zu geradliniger Bewegungsweise befähigten Urnen nichts weiter als Leucocyten sein?«, bemerkt dazu GINESTE (1901, 2) und glaubt offenbar hiermit einen schwerwiegenden Einwand gefunden zu haben. Sicher sind die Urnen keine Leucocyten; aber Erzeugnisse des Peritonealgewebes sind sie doch.

Digitized by Google

METALNIKOFF meint, daß die Urnen die aufgesammelten Blutkörperchen »verzehren«. Diese Vermutung scheint mir jedoch nicht genügend begründet zu sein. Ich habe stundenlang eine und dieselbe Urne verfolgt, und konnte dabei nicht beobachten, daß die Blutzellen des mitgeschleppten Klumpens von der Urne verzehrt wurden. Freilich werden die Blutkörperchen von den Cilien stark geschlagen, wodurch ihre äußere Gestalt deformiert wird; das wäre aber noch kein »Verzehren«.

HÉRUBEL (1902) behauptet, daß die Urnen von *Phascolosoma* die degenerierenden Blutzellen verdauen, jedoch nicht absorbieren; das verflüssigte Material soll dann von den Chloragogenzellen aufgenommen werden. Die Wirkung der Urnen auf die betreffenden Körperchen würde demnach eine Art von Phagocytose vorstellen, die ANGLAS (1900) als »Lyocytose« bezeichnete. Bei dieser Lyocytose geschieht die Verdauung der betreffenden Elemente nicht innerhalb, sondern außerhalb des Phagocyten, der sein Ferment nach außen ausscheidet.

Es fragt sich nun, ob die Urnen wirklich eine Substanz ausscheiden, welche die aufgespeicherten Partikel zu verflüssigen vermag. Daß die Urnen, und zwar ihre Wimperzelle, eine Substanz ausscheiden, die für das Verkleben der aufgesammelten Elemente dient, ist höchst wahrscheinlich. Wie hervorgehoben, kann der anhängende Klumpen, der nach Injektionen von Karmin oder Tusche vorwiegend aus festen Karmin- oder Tuschekörnchen besteht, vier bis fünfmal größer werden als die Urne selbst; und dennoch halten alle diese Körperchen zusammen. Offenbar müssen sie durch klebrige Substanz verbunden sein.

Um der Frage über das Verdauungsvermögen der Urnen näher zu treten, versuchte ich die chemische Reaktion dieser Klebsubstanz zu bestimmen. Auf einen Objektträger wurde ein Tropfen der Blutflüssigkeit mit Urnen gebracht[1], dem etwas sehr empfindliches Lackmuspulver beigemischt war. Ein Teil desselben löste sich in der Flüssigkeit auf, größere Mengen von feinen Körnchen wurden dagegen bald von den Urnen aufgesammelt und als umfangreicher Klumpen mitgeschleppt. Auf diesen Objektträgern lebten die Urnen in der feuchten Kammer mehrere Tage; die aufgespeicherten Lackmuskörnchen, die wohl mit der

[1] Diese Versuche wurden mit *Phymosoma*-Urnen angestellt, da ich mich zu dieser Zeit weit vom Meer befand und daher nicht über lebende *Sipunculus* verfügen konnte. Dank der Liebenswürdigkeit des Herrn Dr. LO BIANCO erhielt ich jedoch eine Anzahl lebender Phymosomen, welche die Reise ganz gut ertragen hatten und eine Zeitlang im Heidelberger Zoologischen Institut lebten.

Digitized by Google

in Rede stehenden Substanz zusammengekittet waren, zeigten aber keine Änderung ihrer Farbe. Daß das verwendete Lackmus genügend empfindlich war, geht daraus hervor, daß seine Farbe sich sogleich in rot änderte, als die Urnen abgestorben waren. Bekanntlich besitzt das absterbende Protoplasma eine saure Reaktion. Dieser Versuch wurde mit einer Anzahl von Proben wiederholt und stets mit demselben Resultat. Die Urnen scheiden also keine sauer reagierende Substanz aus.

Für die Prüfung auf alkalische Reaktion habe ich in ähnlicher Weise Phenolphtalein, das bekanntlich ein höchst empfindlicher Indikator für Alkali ist, verwendet, jedoch ebenfalls mit einem negativen Resultat. Die Urnen scheiden also auch keine alkalisch reagierende Substanz aus.

Es ist nun wenig wahrscheinlich, daß in diesem Fall ein neutrales Verdauungssecret ausgeschieden werde.

Ich weiß wohl, daß die negativen Resultate der erwähnten Versuche keine entscheidenden Beweise gegen das Verdauungsvermögen der Urnen liefern. Aber anderseits liegen auch keine sicheren Beobachtungen für eine derartige Fähigkeit der Urnen vor. Vielmehr sprechen einige Umstände gegen eine solche Vermutung. Den Urnen kommt ja vor allem die Aufgabe zu, die Leibeshöhlenflüsigkeit von den zahllosen Excretkörnchen zu befreien, indem diese Körnchen entweder direkt herausgefischt, oder die von ihnen erfüllten Phagocyten von den Urnen eingefangen werden. Diese Excretkörnchen sind aber nicht lösbar. Außerdem werden von den Urnen auch Sandkörnchen, welche durch Risse in der dünnen Darmwand nicht selten in die Leibhöhle gelangen, agglutiniert. Da nun die Tätigkeit der Urnen vor allem auf das Ansammeln von Stoffen gerichtet ist, welche nicht aufgelöst werden konnten, so würde das Verdauungsvermögen für sie kaum von großem Werte sein.

Viele der an die Urnen sich heftenden Zellen sind ferner Phagocyten, die schon feste Körperchen aufgenommen haben; die Verflüssigung dieser Zellen würde daher nutzlos sein.

In Betracht kommen nun noch die degenerierenden Blutkörperchen, deren Vernichtung wirklich von Nutzen wäre. Dazu bedarf es aber nicht einer Fermentwirkung der Urnen, denn unter den sich ihnen anhängenden Körpern müssen auch Phagocyten vorkommen, welche ihre Leistungsfähigkeit noch nicht ganz eingebüßt haben und daher auf die degenerierenden Blutzellen eine entsprechende Wirkung ausüben können.

Es scheint mir daher unnötig zu sein, der Wimperscheibe der Urne eine verdauende Funktion zuzuschreiben.

Auf Grund des Gesagten halte ich es für das Wahrscheinlichste, daß die Urnen, und zwar ihre Wimperscheibe, eine Substanz (schleimartige?) secerniert, welche jedoch nicht für die Verflüssigung, sondern bloß zum Verkleben der von den Cilien herbeigestrudelten Elemente dient.

Was wird nun aus den aufgesammelten Partikeln? Man findet in der Cölomflüssigkeit oft zwei, drei und mehr Urnen, die mit ihren Klumpen aneinander haften; nicht selten trifft man auch größere Anhäufungen von Urnen, darunter auch membranöse Blasen, Gewebsreste, Sandkörnchen usw. Eine derartige Zusammensetzung zeigen auch die sogenannten »braunen Körper«, deren charakteristische Farbe von den gelbbraunen Excretkörnchen herrührt, und welche gewöhnlich im Cölom und in den Gefäßen der Sipunculiden vorkommen. Diese braunen Körper sind also Agglomerationen von verschiedenem Detritus, bei deren Bildung die Urnen eine wichtige Rolle spielen, indem sie die feinsten im Blute suspendierten Partikel aufsammeln und sie zu Klumpen agglutinieren, welche hierauf zu größeren Anhäufungen, teilweise mit den Urnen selbst, vereinigt werden. Die braunen Körper werden wohl durch die Nephridien oder braunen Schläuche nach außen entfernt. Wenn sich aber diese Entfernung auch unter Umständen nicht vollzöge, so würde doch in diesem Falle das Vorhandensein einiger verhältnismäßig kleiner brauner Körper im Cölom wenig Schaden bringen; jedenfalls weniger, als die großen Mengen suspendierter kleinster Körperchen in der Blutflüssigkeit. In die Leibeshöhle werden von den Chloragogenzellen stets neue Mengen von Excretkörnchen ausgeschieden, ferner können, wie schon früher bemerkt, leicht Sand und Darminhalt in die Leibeshöhle eindringen. Die Blutflüssigkeit von allen diesen, wie auch von absterbenden zelligen Elementen zu befreien, ist eine sehr wichtige Aufgabe der Urnen, welche sie aufs beste verrichten. Die Leistungsfähigkeit der Urnen in dieser Beziehung ergibt sich aus folgendem. Phymosomen, die etwa 15—18 Stunden nach Injektion von Karmin aufgeschnitten wurden, enthielten in ihrer Leibeshöhlenflüssigkeit gar keine suspendierten Karminkörnchen; auch die herumschwimmenden Urnen waren frei davon. Das gesamte injizierte Karmin war in ein paar großen Klumpen angesammelt, die dem Darm anhingen. In etwa 15 Stunden, ja vielleicht noch früher, war also die Leibesflüssigkeit von den Urnen ganz von Karmin gereinigt worden!

Es sei übrigens noch bemerkt, daß im Übermaß injiziertes Karmin oder Tusche auch von den Chloragogenzellen aufgenommen wird, wie Hérubel (1902) gut gezeigt hat.

Digitized by Google

Die Urnen befreien die Leibesflüssigkeit auch von abgenutzten Phagocyten. Eine sich auf histologische Prozesse bei *Sipunculus* beziehende Beobachtung HÉRUBELS (1906) scheint diese Rolle der Urnen bei der Phagocytose zu beleuchten. Bei einem *Sipunculus* fand der genannte Autor einen Tumor, dessen Basis in Degeneration befindliche Ringmuskeln bildeten; der Tumor war voll Amöbocyten, die aus dem Cölom stammten und ihre phagocytäre Arbeit sehr eifrig verrichteten; einzelne Muskelfasern waren von ihnen gleichsam mantelartig umhüllt. Unter diesen Phagocyten fanden sich auch zahlreiche Urnen, und zwar zahlreicher als neben den Phagocyten in der Leibeshöhle. Diese Urnen trugen größere Mengen von Phagocyten, die ihre Rolle ausgespielt hatten. Sie entfernten also offenbar die abgenutzten Amöbocyten.

Wenn nun die Urnen auch nicht als echte Phagocyten tätig sind, so sind sie doch bei den phagocytären Vorgängen im Organismus der Sipunculiden behilflich.

Außer dieser Hauptfunktion kommt den Urnen wohl noch eine weitere zu, die schon BRANDT (1871) betont und auch CUÉNOT (1891) acceptiert hat. Indem nämlich die Urnen sich lebhaft in der Blutflüssigkeit herumbewegen, rühren sie diese fortwährend um, mischen die Blutkörperchen untereinander, wodurch lokale Stauungen derselben verhindert werden (1871, S. 15).

Es erübrigt nun, die morphologische Bedeutung der Urnen zu besprechen.

Wie schon in der historischen Übersicht mitgeteilt wurde, versuchte CUÉNOT (1902) vom physiologischen Standpunkt aus die eigenartigen Organe der Sipunculiden, der Synaptiden und Anneliden, die er als »organes agglutinants« und »organes ciliophagocytaires« bezeichnet, in eine Reihe zu ordnen. Alle diese Organe besitzen das gemeinsame Merkmal, daß sie, wohl wegen ihrer Fähigkeit allerhand in der Leibeshöhlenflüssigkeit suspendierte Körperchen aufzusammeln und zu agglutinieren, eine wesentliche Rolle bei der Reinigung der Cölomflüssigkeit spielen. Diesem Gedanken kann man wohl nur beistimmen. In physiologischer Hinsicht scheint also der nahe Zusammenhang dieser Organe ausgemacht. Es fragt sich nun, ob zwischen den erwähnten Gebilden, die bei den genannten, ziemlich entfernten Gruppen des Tierreichs vorkommen, nämlich zwischen den Urnen der Sipunculiden, den Urnen der Synaptiden und den Wimperorganen in den Blutlacunen der Hirudineen, nicht auch eine morphologische Übereinstimmung nachgewiesen werden kann.

Digitized by Google

Darüber kann ich zurzeit nur das, was ich bereits in meiner vorläufigen Mitteilung (1907) bemerkte, wiederholen.

Eine eingehende Untersuchung der Synaptiden-Urnen habe ich bereits begonnen; die Resultate derselben sollen in einer späteren Arbeit veröffentlicht werden.

Was die Wimperorgane der Hirudineen (d. h. die sogenannten Wimpertrichter der Nephridien, als welche sie neuerdings gewöhnlich aufgefaßt werden) angeht, so sind dieselben, nach mündlicher Mitteilung der Herren Prof. SCHUBERG und Oberlehrer LÖSER, von ihnen in den letzten Jahren eingehend untersucht worden. Durch die Liebenswürdigkeit der genannten Herren hatte ich Gelegenheit, einige ihrer Präparate und Zeichnungen zu betrachten. Auf Grund dieser Betrachtung muß ich mich ganz damit einverstanden erklären, daß zwischen den Urnen der Sipunculiden und den Wimperorganen der Hirudineen wirklich eine nahe morphologische Übereinstimmung nachgewiesen werden kann, denn in beiden Fällen begegnen wir mehr oder weniger kompliziert gestalteten Derivaten des Peritonealgewebes, an deren Aufbau sich zellige Elemente und Bindegewebe der peritonealen Wand beteiligen. Eine ausführlichere Vergleichung dieser Gebilde untereinander wird erst nach der Veröffentlichung der Befunde der obengenannten Herren möglich sein.

Heidelberg-Petersburg, im Oktober 1907.

Nachtrag.

Während der Korrektur der vorliegenden Arbeit erhielt ich zwei Notizen von KUNSTLER[1], aus denen ersichtlich ist, daß Verfasser auf seiner früheren Ansicht über die parasitäre Natur der Urnen besteht. Indem KUNSTLER meiner vorläufigen Mitteilung (1907) gedenkt, wirft er mir vor, ich hätte, wie auch andre Autoren, welche mit der parasitären Natur der Urnen nicht einverstanden sind, den von KUNSTLER und GRUVEL beschriebenen Entwicklungsprozeß der freien Urnen einfach unbeachtet gelassen. Die vorliegende Arbeit mag auf diesen Vorwurf Antwort geben, und zwar u. a. S. 556, 578 und 580 flg., an welchen Stellen ich die Gründe angebe, aus welchen ich die Stichhaltigkeit der

---

[1] Que sont les »Urnes« des Siponcles. Compt. r. Ac. Sc. Paris 1908 27 janv. — Note additionelle s. les »Urnes« des Siponcles. Compt. r. de l. Soc. de Biol. (Séance de l. réun. de Bordeaux. 4 Févr. 1908. p. 303.

bis jetzt veröffentlichten Befunde der genannten Autoren nicht anzuerkennen vermag.

Wenn KUNSTLER aber zur Begründung seiner Ansicht wirklich neue und überzeugende Beweise vorlegen sollte, so würde ich deren Veröffentlichung als erster begrüßen. Was nun die den obenerwähnten Notizen beigefügten Figuren angeht, an denen überhaupt nur wenig zu sehen ist, so wird wohl KUNSTLER nicht im Ernst gemeint haben, daß sie als solche Beweise gelten könnten.

Petersburg, im März 1908.

Literaturverzeichnis.

1882. ANDREAE, Beiträge zur Anatomie und Histologie des Siponculus nudus. Diese Zeitschr. Bd. XXXVI.

1890. ANDREWS, Notes on the Anatomy of Sipunculus Gouldii. Studies Biol. Labor. John Hopkins Univers. T. IV. p. 389.

1900. ANGLAS, Observations sur les métamorphoses intimes de la Guèpe et de l'Abeille. (Thèses de Paris.)

1887. E. BALBIANI, Évolution des microorganismes animaux et végétaux (parasites). Journale de micrographie. Vol. XI. p. 508 f.

1880—1889. O. BÜTSCHLI, Protozoa. BRONNS Klassen und Ordnungen des Tierreichs. S. 1689.

1871. A. BRANDT, Anatomisch-histologische Untersuchungen über den Sipunculus nudus. Mém. Ac. Sc. St. Pétersbourg. Sér. 7. Vol. XVI. p. 9—17.

1905. CAULLERY et CHAPPELLIE. C. R. Soc. Biol. Paris T. LVIII.

1891. CUÉNOT, Études sur le sang et les glandes lymphatiques dans la série du règne animal. Archives Zool. Expérim. Sér. 2. Vol. IX. p. 13 f.

1900. — Le Phascolosome, in BOUTAN »Zoologie déscriptive« (Doin Edit.) T. I. p. 386. Paris.

1902. — Organes agglutinants et organes cilio-phagocytaires. Arch. Zool. Expér. Sér. 3. T. X. p. 79—97.

1902. — Lymphe de Sipunculus. Travaux Stat. Zoolog. Arcachon. An. 1900/1901. p. 107—125.

1896. J. DELAGE, Traité de Zoologie concrète. T. I. p. 439.

1899. — Ibid. T. II. 2me partie (Mésozoaires) p. 40—45.

1903. ENRIQUES, I corpi pigmentali del Sipunculus nudus. Arch. Zool. di Napoli. Vol. I. p. 253—87. T. XII.

1906. — Sur les vaissaux sanguins du Sipunculus nudus. Arch. Zool. Expérim. Sér. 4. T. IV. Notes, p. 23—26.

1886. FABRE-DOMERGUE, Infusoire parasite du Sipunculus nudus (Pompholyxia Sipuncunli n. sp.). Ass. franç. avancem. sc. Congrès de Nancy. p. 1—4.

Digitized by Google

*1901. A. GINESTE, Sur les vésicules énigmatiques de la cavité générale de Phascolosoma granulatum. Procès-verbaux Soc. Linnéennes de Bordeaux. Vol. LVI. p. 81—84.

1901. — Les parasites de la cavité générale de Sipunculus. Procès verb. Soc. Lin. Bordeaux. Vol. LVI. p. 120—126.

*1903. — Quelques charactères physiologiques des Urnes des Siponcles. Acta Soc. Lin. Bordeaux. Vol. LVIII. Procès-verbaux. p. 24—27.

*1903. — Sur la structure histologique des canaux oesophagiens. Ibid. p. 168—171 f.

*1903. — Quelques observations sur les vésicules énigmatiques de Sipunculus. Ibid. p. 168—171. 2 Fig.

*1903. — Études des urnes libres de la cav. gén. de Sipunculus nudus. Ibid. p. 174—184. 2 Fig.

1902. HÉRUBEL, Sur certains éléments péritoneaux du Phascolosome (Phascolosoma vulgare). Bull. Soc. zool. de France Vol. XXVII. p. 105—114.

1903. — Observations physiologiques et histologiques sur les Gephyriens (Éléments endothéliales et granules pigmentaires). C. R. Ac. Sc. Paris T. CXXXVI. p. 971—973.

1906. — Sur une tumeur chez un invertébré (Sipunculus nudus). Ibid. T.CXLIII. p. 979—981.

1865. JOURDAIN, Recherches sur l'Anatomie des Siponcles. C. R. Ac. Sc. Paris. Vol. LX.

1867. — Sur quelques points d'anat. des Siponcles. Ibid. Vol. LXIV.

1861. KEFERSTEIN und EHLERS, Untersuchungen über die Anatomie von Sipunculus nudus. Zoologische Beiträge. S. 282—286. Leipzig.

1865. — Beiträge zur anatomischen und systematischen Kenntnis der Sipunculiden. Diese Zeitschr. Bd. XV.

1851. KROHN, Über die Larve von Sipunculus usw. MÜLLERS Archiv Bd. XVIII. S. 369.

1887. KUNSTLER, La génitogastrula. Journal de Micrographie. Vol.VII. p. 28—35.

1897. KUNSTLER et GRUVEL, Sur le développement d'éléments particuliers de la cav. génér. des Siponcles. Soc. des sc. phys. et nat. de Bordeaux. (Séance du 4 mars.)

1897. — — Recherches sur l'évolution des Urnes. C. R. Ac. sc. Paris Vol. CXXIV. p. 309—312.

1898. — — Nouvelles observations sur quelques stades de l'évolution des Urnes. Procès-verbaux. Soc. sc. phys. et nat. Bordeaux.

1898. — — Recherches sur les Coupes ciliées de Phymosoma. Ibid.

1899. — — Contributions à l'étude d'éléments spéciaux de la cav. gén. de Phymosoma. C. R. Ac. sc. Paris Vol. CXXVIII. p. 519—521.

1903. LADREYT, Sur le role de certains éléments figurés chez Sipunculus nudus. C. R. Ac. sc. T. CXXXVII. p. 865—867.

1904. — Sur les Urnes de Sipunculus (note préliminaire). C. R. Ac. sc. Paris. T. CXXXIX. p. 370—371.

Anm.: Die mit einem Sternchen bezeichneten Arbeiten konnte ich mir nicht beschaffen.

1905. Ladreyt, Sur les tubes de Poli de Sipunculus. (Note préliminaire.) Arch. Zool. Expér. (Sér. 4). T. III. (Notes et revue.) p. 211—317.
1906. — Sur certains phénomènes de dégénérescence des globules sanguins dans le liquide coelomique de Sipunculus nudus. C. R. Ass. Fr. Av. Sc. 34 Sess. p. 601—602.
1903. A. Lang, Beiträge zu einer Trophocöltheorie. Jen. Zeitschr. f. Naturw. Bd. 38.
1873. E. Ray Lankester, Zoological observations made at Naples in the winter of 1871—72. Ann. Mag. Nat. Hist. (Ser. 4.) Vol. II. p. 89.
1899. S. Metalnikoff, Das Blut und die Excretionsorgane des Sipunculus nudus. Mitt. Zool. Stat. Neapel. Bd. XIII. S. 440.
1900. — Sipunculus nudus. Diese Zeitschr. Bd. LXVIII. S. 261.
1898. Picton, On the corpuscles of certain marine worms. Proc. Trans. Liverpool Biol. Soc. T. XII. p. 136.
1904. Pütter, Die Flimmerbewegung. Ergebn. Physiol. II. Abt. II. Jahrg.
1865. Quatrefages, Histoire naturelle des annelés. Vol. II. p. 574. Paris.
1883—1884. Selenka, Man und Bülow, Die Sipunculiden. Eine systematische Monographie. (C. Sempers Reisen im Archipel der Philippinen.) 2 T. Bd. IV. Wiesbaden.
1907. W. Selensky, Über den Bau und die Entwicklung der sog. Urnen der Sipunculiden. Zool. Anzeiger. Bd. XXXII.
1875. Théel, Recherches sur le Phascolion Strombi (Mont). Kongl. Sv. Vet. Akad. Handlingar. Bd. XIV. Nr. 2.
1886. Vignal, Sur les éléments de la cavité générale des Siponcles. Ass. fr. Av. sc. Congrès de Nancy. 2ème P. p. 593.
1901. Vignon, Recherches de Cytologie générale sur les Épithéliums. Arch. Zool. Exp. Sér. 3. T. IX.
1888. Vogt et Young, Traité d'Anatomie comparée. Vol. I. p. 387—388.
1890. W. Wagner, Sur les Infusoires de la cavité générale du corps des Géphyriens (Sipunculus et Phascolosoma.). Révue Sc. nat. St. Pétersbourg. No. 1. (»Вѣстникъ Естествознанія«).
1899. Willem et Minne, Recherches sur l'excrétion chez quelques Annélides. Mém. couronnés Acad. roy. Belgique. T. LVIII.

Erklärung der Abbildungen.

Allgemein gültige Figurenbezeichnungen:

a, Einschnürung des Stieles einer fixen Urne;
B, Blase der Urne von *Phymosoma*;
Bdz, Bindegewebezellen;
Bl, amöboide Blutzellen;
Chz, Chloragogenzellen;
d, äußerster Saum um den Hals;
End, Endothelialzellen;
End[1], sich ablösende Endothelialzellen;
End.a, Epithelzellen der Außenseite der Gefäßwand (Peritonealzellen);
Flmz, Flimmerzellen;
Flmz[1], große Flimmerzellen;
H, Hals;
Hm, Blutkörperchen;
Hz, hufeisenförmige Wimperzelle;
K, Kuppel;
K[1], in die Kuppelwand eingelag. Kerne;

Ke, Kerne der abortiven Endothelialzellen;
Kn, kelchartige Anlage der Kuppel;
Kp, Klumpen;
Ks, Kern der Wimperscheibe;
L, Lücke im Bindegewebe der Gefäßwand;
m, Muskelfasern;
p, peripherische Protoplasmaschicht des bewimperten Randes der Scheibe;
Phg, Phagocyt;
R, bewimperter Rand der Scheibe;
S, Scheibe;
Schd, Scheidewand;
Str, die den Innenraum der Kuppel durchziehenden Strängchen;
Strf, Streifung des bewimperten Randes der Scheibe, bzw. der Wimperwurzelapparat;
U^1—U^1, Urnenanlagen an einem gemeinsamen Stiele;
W und W^1, Wand der kelchartigen Anlage der Kuppel;
ZK, die der Kuppelwand angehörigen Protoplasmaklümpchen oder Zellen mit Kern.

Tafel XXXII.

Sämtliche Figuren Urnen von *Sipunculus nudus*.

Fig. 1. Eine freischwimmende Urne von der Seite gesehen. Nach einem Totalpräparat. Behandlung: Flemmingsche Flüssigkeit; Osmiumsäure; Holzessig; Kanadabalsam. Leitz 1/12, Oc. 1. Vergr. 840.

Fig. 2. Dieselbe Urne, von oben. Vergr. 840.

Fig. 3. Dieselbe Urne, von der Kuppel gesehen. Vergr. 840.

Fig. 4. Freischwimmende Urne, von der Seite. Die Kuppel ist mehr als bei Fig. 1 gegen die Scheibe gepreßt. Man bemerkt in der Kuppel drei Protoplasmaansammlungen mit je einem Kern (*ZK*). Der anhängende Klumpen von Blutzellen, Detritus usw. ist nicht gezeichnet. Behandlung wie Fig. 1. Zeiss 2 mm, Oc. Leitz 1. Vergr. 840.

Fig. 5. Eine große Urne (»Schüsselchen«), von oben gesehen. Nur die linke Hälfte gezeichnet. Behandlung wie oben. Leitz 1/12, Oc. 1. Vergr. etwa 420.

Fig. 6. Ein Teil des bewimperten Randes derselben Urne bei stärkerer Vergrößerung. Die Streifung des Randes erscheint als ein Wabenwerk. Zeiss 2 mm, Komp.-Oc. 12. Vergr. etwa 2800.

Fig. 7. Ein »Schüsselchen«, von der Seite gesehen. Nach dem Leben. Leitz Obj. 4, Oc. 3. Vergr. 190.

Fig. 8. Eine Doppel- oder Zwillingsurne, von der Seite gesehen. Behandlung: Flemmingsche Flüssigkeit, Osmiumsäure, Holzessig, Kanadabalsam. Leitz Obj. 1/12, Oc. 1. Vergr. 550.

Fig. 9. Medianer Längsschnitt (3 μ) durch eine freie Urne. Behandlung: Herrmannsche Flüssigkeit, Holzessig, Safranin, Blochmannsche Flüssigkeit. Leitz Obj. 1/12, Oc. 4. Vergr. etwa 1300.

Fig. 10. Längsschnitt (3 μ) durch eine freie Urne, seitlich von der Medianebene gelegt. In der Kuppelwand sind zwei eingelagerte Zellen mit Kern zu sehen. Die den Innenraum der Kuppel durchziehenden Strängchen treten deutlich hervor. Behandlung wie Fig. 9. Leitz Obj. 1/12, Oc. 4. Vergr. 1460.

Fig. 11. Tangentialer Längsschnitt (3 μ) durch eine freie Urne. Auf dem Schnitt ist der bewimperte Rand (*R*) der Scheibe getroffen. Nur ein Teil der Kuppel ist angedeutet. Man sieht im Protoplasma des Wimperrandes ziemlich deutlich die Verzweigungen der feinen Fibrillen (Wimperwurzeln) und ihren Zusammenhang mit den Basalkörperchen der Cilien. Behandlung: Herrmannsche

Digitized by Google

Flüssigkeit, Holzessig, Eisenhämatoxylin nach HEIDENHAIN. ZEISS 2 mm, Komp.-Oc. 8. Vergr. 1460.

Fig. 12. Längsschnitt (3 μ) durch eine freie Urne. Nach zwei Schnitten kombiniert, indem der Kern (K_2) der Kuppelwand dem nächsten Schnitt entnommen ist. Rechts ist die Kuppelwand zerrissen. Im Innenraum der Kuppel ist eine Blutzelle (*Bl*) zu sehen; man erkennt jedoch, daß dieselbe nicht im Innenraum selbst, sondern in einer Falte der Wand liegt. Behandlung wie bei Fig. 9 und 10. LEITZ Imm. 1/12, Oc. 4. Vergr. 1460.

Fig. 13. Längsschnitt (3 μ) einer kleineren freien Urne, aus dem Hohlraum des Tentaculargefäßes (POLIsches Gefäß). Pikrin-Schwefelsäure; Boraxkarmin, BLOCHMANNsche Flüssigkeit. LEITZ Imm. 1/12, Oc. 4. Vergr. 1460.

Fig. 14. Teil eines medianen Längsschnittes (3 μ) durch eine freie Urne mit eigentümlichem Kern der Scheibe. HERRMANNsche Flüssigkeit, Safranin, BLOCHMANNsche Flüssigkeit. LEITZ Imm. 1/12. Oc. 4. Vergr. 1460.

Tafel XXXIII.

Sämtliche Figuren, mit Ausnahme von Fig. 28, von *Sipunculus nudus.*

Fig. 15. Querschnitt durch die Wimperscheibe einer freien Urne. Die Fädchen (Wimperwurzeln) sind büschelig angeordnet. Bei tiefer Einstellung ist die Wand der Kuppel (*K*) im Querschnitt zu sehen. HERRMANNsche Flüssigkeit, Osmiumsäure, Holzessig, Eisenhämatoxylin nach HEIDENHAIN. ZEISS 2 mm, Komp.-Oc. 6. Vergr. etwa 1120.

Fig. 16. Folgender Querschnitt durch dieselbe Urne. Der gegen die Kuppel umgeschlagene bewimperte Rand (*R*) ist an vier Stellen, die der Lage der Fädchenbüschel entsprechen, getroffen. Vergr. 1120.

Fig. 17. Querschnitt durch die Kuppel einer Urne. Eine der in der Kuppelwand eingelagerten Zellen (*ZK*) ist auf dem Schnitt getroffen. Behandlung wie Fig. 15. LEITZ Imm. 1/12, Oc. 4. Vergr. 1460.

Fig. 18. Querschnitt durch die Scheibe einer Urne bei stärkerer Vergrößerung. Die Differenzierungen im Plasma treten deutlich hervor, besonders die Verzweigungen der Wimperwurzeln nebst ihren Beziehungen zu den Basalkörperchen ebenso wie dem Kern. Behandlung wie Fig. 15. ZEISS 2 mm, Komp.-Oc. 8. Vergr. 1460.

Fig. 19. Medianer Längsschnitt durch eine freie Urne, um den Verlauf der Wimperwurzeln zu zeigen. Behandlung wie Fig. 15. Vergr. 1460.

Fig. 20. Längsschnitt durch eine große Urne (»Schüsselchen«). Behandlung wie Fig. 15. LEITZ Imm. 1/12, Komp.-Oc. 8. Vergr. 1460.

Fig. 21. Schnitt (3 μ) einer Zwillingsurne. Die beiden Wimperscheiben liegen nahe bei einander. Die obere Scheibe ist etwas schief getroffen. Behandlung: HERRMANNsche Flüssigkeit, Osmiumsäure, Holzessig, Hämatoxylinfärbung nach VAN GIESON-WEIGERT. LEITZ Imm. 1/12, Oc. 3. Vergr. 800.

Fig. 22. Längsschnitt einer Zwillingsurne. Die beiden Wimperscheiben sind weiter voneinander entfernt. Behandlung wie Fig. 21. ZEISS 2 mm, Komp.-Oc. 6. Vergr. 750.

Fig. 23. Längsschnitt einer Zwillingsurne. Die beiden Scheiben liegen einander gegenüber. Behandlung: HERRMANNsche Flüssigkeit, Osmiumsäure, Holzessig, Safranin, BLOCHMANNsche Flüssigkeit. LEITZ Imm. 1/12, Oc. 1. Vergr. 840.

Fig. 24—27. Querschnitte durch die Wand der Blutgefäße von *Sipunculus*.

Fig. 24. Das die Innenseite der Wand auskleidende Epithel. Einige Epithelzellen (*End*[1]) haben sich stark erhoben, um sich von der Wand als Blutzellen abzulösen. FLEMMINGsche Flüssigkeit, Hämatoxylin DELAFIELD, Säurefuchsin und Pikrinsäure nach VAN GIESON. LEITZ Imm. 1/12, Oc. 1. Vergr. 840.

Fig. 25. Ein Phagocyt (*Phg*) dringt zwischen den Epithelzellen in den Hohlraum des Gefäßes ein. Behandlung wie Fig. 24. LEITZ Imm. 1/12, Oc. 4. Vergr. 1460.

Fig. 26. Eine durch Größe und Gestalt ausgezeichnete Flimmerzelle ($Flmz_1$) des Gefäßendothels. Alkohol-Eisessig nach CARNOY; Hämatoxylin DELAFIELD, Säurefuchsin und Pikrinsäure nach VAN GIESON. LEITZ Imm. 1/12, Komp.-Oc. 8. Vergr. 1460.

Fig. 27. Eine ebensolche große Flimmerzelle ($Flmz_2$) auf einem bindegewebigen Stiel. Behandlung und Vergrößerung wie Fig. 26.

Fig. 28. Eine lebende freischwimmende Urne von *Phymosoma*. Halbseitliches Totalbild. *B*, Blase; *Chz*, die die Urne bekleidenden Chloragogenzellen; *Hz*, die hufeisenförmige Wimperzelle. LEITZ Imm. 1/12, Oc. 3. Vergr. 1120.

Tafel XXXIV.

Fixe Urnen von *Sipunculus nudus* und ihre Entwicklung. Behandlung bei sämtlichen Figuren, abgesehen von Fig. 44: Alkohol-Essigsäure nach CARNOY; Safranin, BLOCHMANNsche Flüssigkeit; bei Fig. 44: HERRMANNs Flüssigkeit; Dreifachfärbung nach MALLORY. Vergrößerung sämtlicher Abbildungen, außer Fig. 46: ZEISS 2 mm, Komp.-Oc. 8 (oder L. Imm. 1/12, Oc. 4). Vergr. 1460. Fig. 46. LEITZ Imm. 1/12, Oc. 3. Vergr. 1120. Die Farben der Zeichnungen sind genau die der Präparate, mit dem Unterschied, daß auf letzteren das Protoplasma der Zellen etwas grünlich erscheint.

Fig. 29—45. Längs- und Querschnitte durch successive Entwicklungsstadien der Urnen.

Fig. 29. Längsschnitt durch das Anfangsstadium. Bindegewebiger Auswuchs der Gefäßwand (Knospe), von Endothelialzellen bekleidet.

Fig. 30. Längsschnitt durch ein weiteres Stadium. Bildung der lockeren Anlage des Kuppelinhaltes (*Lc*).

Fig. 31. Querschnitt durch das Stadium der Fig. 30. Getroffen ist eine große Flimmerzelle der Knospe (*Flmz*).

Fig. 32. Längsschnitt durch ein weiteres Stadium (*III*). Bildung der Hülle oder Wand (*W*) der lockeren Anlage der Kuppelsubstanz.

Fig. 33. Längsschnitt durch ein folgendes Stadium (*IV*). Die distale (obere) Wand der lockeren Anlage beginnt sich gegen die Basis einzusenken. Erstes Auftreten der sich violett färbenden Substanz (*v*).

Fig. 34 und 35. Zwei Querschnitte aus einer Serie durch das Stadium der Fig. 33; 34 durch das Distalende, 35 durch die mittlere Region.

Fig. 36. Längsschnitt durch ein Entwicklungsstadium einer doppelten Urne. Bildung der kelchartigen Anlage der Kuppel (*Kh*). Links werden die oberen Endothelialzellen in die Einsenkung hereingezogen.

Fig. 37. Längsschnitt durch ein reiferes Entwicklungsstadium (*V*).

Fig. 38. Längsschnitt durch ein typisches Entwicklungsstadium (*V*). Die

Digitized by Google

kelchartige Anlage der Kuppel ist bereits ausgebildet; *W* und W_1, ihre äußere und innere, bzw. eingesenkte Wand; die oberen Endothelialzellen (*End*) sind bereits in die Einsenkung des Kelchs hereingezogen worden.

Fig. 39. Querschnitt durch das Stadium der Fig. 38.

Fig. 40. Etwas schiefer Schnitt durch ein Entwicklungsstadium. Die Flimmerzelle (*Flmz*) beginnt sich zu vergrößern. Rechts scheint der Kern einer andern Flimmerzelle zu degenerieren.

Fig. 41. Etwas schiefer Schnitt durch ein folgendes Stadium (*VI*). Ausgewachsene Flimmerzelle (*Flmz*).

Fig. 42. Längsschnitt durch ein weiter vorgerücktes Entwicklungsstadium. Die Scheibenzelle (*Flmz*) ist beinahe völlig ausgebildet. Die Kuppelanlage (*Kh*) ist in ihrer Entwicklung zurückgeblieben (abweichender Entwicklungsgang).

Fig. 43. Vollständig ausgebildete freie Urne im Längsschnitt. *Ke*, Kern einer abortiven Endothelialzelle; *a*, Einschnürung des Stieles.

Fig. 44. Längsschnitt durch eine fixe Urne an der gedehnten Gefäßwand. (Die Wimperscheibe [*S*] ist auf dem Präparat rötlich gefärbt.) *Wdz*, Gruppe von Wanderzellen.

Fig. 45. Flächenschnitt durch die Wimperscheibe einer fixen Urne. *Ke*, Kerne der abortiven oberen Endothelialzellen.

Fig. 46. Längsschnitt durch zwei auf gemeinsamem Stiel entwickelte Urnen (U_1 und U_2), die sich auf verschiedenen Entwicklungsstufen befinden.

Fig. 47. Längsschnitt (2 μ) durch eine fixe Doppelurne U_1 und U_2; beide Urnen sind annähernd gleich gebildet.

Tafel XXXV.

Sämtliche Figuren, mit Ausnahme von Fig. 55, von *Sipunculus nudus*.

Fig. 48. Längsschnitt (3 μ) durch eine Doppelurne. Die beiden Wimperscheiben liegen ganz nahe nebeneinander, und die Kuppelanlagen sind miteinander innig verwachsen. Alkohol-Essigsäure nach Carnoy; Safranin und Blochmann. Vergr. 1400.

Fig. 49. Mehrere sich auf einem gemeinsamen Stiel entwickelnde fixe Urnen (U_1—U_5). Behandlung wie Fig. 48. Imm. L. 1/12, Oc. 3. Vergr. 1120.

Fig. 50. Flächenpräparat der Gefäßwand von *Sipunculus nudus*. Das Gefäß wurde längs aufgeschnitten und auf dem Objektträger ausgebreitet. Die Faserbündel der bindegewebigen Grundsubstanz sind deutlich zu sehen. End^1, sich ablösende Endothelialzellen; *Hm*, Blutkörperchen; *Km*, Kerne der Muskelfasern; *U*, fixe Urne. (Entwicklungsstadium.) Flemmings Flüssigkeit; Safranin und Blochmannsche Flüssigkeit. Vergr. etwa 300.

Fig. 51. Stück eines Schnittes (3 μ) durch die Gefäßwand von *Sipunculus nudus*. In einer Lücke (*L*) liegt ein charakteristisch gefärbtes Blutkörperchen (*Hm*). Alkohol-Essigsäure nach Carnoy, Safranin und Blochmannsche Flüssigkeit; Leitz Imm. 1/12, Oc. 4. Vergr. 1460.

Fig. 52. Querschnitt der Gefäßwand von *Sipunculus nudus*. Ein Blutkörperchen (*Hm*) dringt aus der Wand des Gefäßes in den Hohlraum desselben hinein. Behandlung und Vergrößerung wie bei Fig. 51.

Fig. 53. Amöbocyt aus *Sipunculs nudus*. Behandlung und Vergrößerung wie Fig. 51.

Digitized by Google

Fig. 54. Längsschnitt (3 μ) durch eine freie Urne von *Sipunculus nudus*. Die zelligen Elemente sind rot, die bindegewebigen dagegen blau gefärbt. Pikrin-Schwefelsäure, Boraxkarmin und BLOCHMANNsche Flüssigkeit. LEITZ Imm. 1/12, Oc. 1. Vergr. 840.

Fig. 55. Längsschnitt (3 μ) durch eine freie Urne von *Phymosoma*. Die Blase (*B*) ist blau gefärbt. *Hz*, die hufeisenförmige Wimperzelle; *Chz*, Chloragogenzellen. Pikrin-Schwefelsäure, Safranin und BLOCHMANNsche Flüssigkeit; LEITZ Imm. 1/12, Oc. 3. Vergr. 1120.

Digitized by Google

Zur Systematik und geographischen Verbreitung der Brachiopoden.

Von

F. Blochmann.

Mit Tafel XXXVI—XL und 6 Figuren im Text.

Die Bearbeitung der von der Valdivia- und Gaußexpedition, der schwedischen Südpolarexpedition gesammelten Brachiopoden, sowie des aus den Sammlungen von Chierchia, Doflein, Kükenthal, Michaelsen, Plate, Römer und Schaudinn stammenden Materials gab mir die Möglichkeit, mich mit der geographischen Verbreitung der recenten Brachiopoden zu beschäftigen. Das schien mir schon längst, besonders auch wegen der paläontologischen Bedeutung der Gruppe, von Wichtigkeit.

Schon vor fast 50 Jahren hat Suess (1859) in vortrefflicher Weise ausgeführt, daß eine möglichst genaue Kenntnis der Biologie und der geographischen Verbreitung der recenten Arten die unumgänglich notwendige Grundlage bilden müsse für die Behandlung der Fragen, die sich in dieser Hinsicht bei den fossilen Formen ergeben. Er hat dementsprechend auch das, was über diese Dinge damals bekannt war, als Einleitung zu seinen Erörterungen über fossile Formen zusammengestellt. Dabei sah sich Suess genötigt, in erster Linie zu untersuchen, welche der beschriebenen Arten als selbständige Formen gelten konnten. Denn möglichst scharfe Umgrenzung der unterscheidbaren Formengruppen ist die unerläßliche Grundlage für jede tiergeographische Untersuchung. Bei der großen Zahl von neuen Arten, die seither beschrieben worden sind, war auch ich genötigt vor allem die Systematik der Gruppe auf breiter Grundlage zu revidieren. Das ist nur möglich, wenn man möglichst viele Formen aus eigner Anschauung kennt. Dazu ist es nötig, das in den Sammlungen niedergelegte Material zu benutzen. Es ist mir eine angenehme Pflicht, zu sagen, daß mir von den Museen in

Digitized by Google

Bergen, Berlin, Kalkutta, Kopenhagen, London (British Museum), Monako, München, Paris, Straßburg, Stuttgart, Tokio, Washington teils das ganze vorhandene Brachiopodenmaterial zur Durchsicht übergeben, teils einzelne mir erwünschte, seltenere Arten zur Verfügung gestellt, teils auch Dubletten überlassen wurden. Eine schöne Sammlung von australischen Arten verdanke ich der Liebenswürdigkeit des Herrn Dr. VERCO in Sydney, einige Mittelmeerformen Herrn Marchese DI MONTE ROSATO-Palermo. Endlich gelang es mir durch einen glücklichen Zufall, eine größere Anzahl von Brachiopoden käuflich zu erwerben, so daß ich nun die Mehrzahl der lebenden Arten selbst untersuchen konnte.

Im großen und ganzen sind es durch Gestalt der Schale und des Armgerüstes gegebene Merkmale, die in systematischer Hinsicht verwandt wurden. Damit wird derjenige, der Erfahrung besitzt und dem großes Vergleichsmaterial zur Verfügung steht, in vielen Fällen auskommen. Das Folgende wird aber zeigen, daß sogar Männer wie DAVIDSON, die über eine geradezu staunenswerte Formenkenntnis verfügten, unter ausschließlicher Benutzung der erwähnten Merkmale nicht immer zu sicheren Ergebnissen gelangten. Geradezu für unmöglich halte ich das, wenn man bei der Bestimmung von schwierigen Arten ausschließlich auf die Literatur angewiesen ist.

Da nun eine Untersuchung der geographischen Verbreitung einer Tiergruppe nur dann zu brauchbaren Ergebnissen führen kann, wenn es möglich ist, einzelne Formenkreise — gleichgültig ob es sich um Arten oder Varietäten handelt — scharf zu umgrenzen , so suchte ich nach Merkmalen, die in zweifelhaften Fällen eine Entscheidung möglich machen, ohne dem subjektiven Ermessen einen so großen Spielraum zu lassen, wie die ausschließliche Betrachtung der gröberen Morphologie der Schale und des Armgerüstes.

Verhältnisse des Weichkörpers können nur ausnahmsweise in Betracht kommen. Bei einander nahestehenden Arten bieten sie meist keine greifbaren Unterschiede[1]. Außerdem führt eine genauere Prüfung derselben notwendig zur Zerstörung des Stückes, was in vielen Fällen nicht angängig ist. Endlich ist von vielen Arten nur trockenes Material erhältlich.

[1] Zum Teil bestehen Unterschiede in der Ausbildung des Armapparates, die von FISCHER und OEHLERT zur generischen Scheidung verwandt wurden. Manchmal zeigt auch die Ausbildung der Mantelsinus von Art zu Art Verschiedenheiten, wie sich für *Lingula* nach HANCOCKS und meinen Untersuchungen ergibt.

Digitized by Google

Ausgedehnte Untersuchungen haben nun ergeben, daß die Kalkspicula, wo sie vorhanden sind, zur Unterscheidung einander im ganzen Habitus oft sehr ähnlicher Arten vorzügliche Anhaltspunkte geben.

Ebenso zeigt die Zahl der Schalenporen auf der Flächeneinheit und der Bau derselben nicht selten in systematischer Hinsicht brauchbare Verschiedenheiten.

Weitere Anhaltspunkte ergibt in manchen Fällen die Mosaikzeichnung auf der Schaleninnenfläche der Testicardinen. Leider muß ich gleich sagen, daß diese Merkmale, so wichtig sie für recente Formen sein können, für die Unterscheidung fossiler Formen von wesentlich geringerem Werte sein werden.

Die Spicula finden sich wohl nie in brauchbarem Zustande erhalten. Auch das Schalenmosaik ist oft verloren gegangen. Die Porenverhältnisse lassen sich meist noch feststellen. Leider versagt dieses Merkmal, für sich allein benutzt, nicht selten, besonders bei nahe verwandten Formen. Ich habe allerdings für fossile Arten nur wenige orientierende Untersuchungen gemacht, zu denen mir die Herren Kollegen Koken und Plieninger das Material zur Verfügung stellten.

Die bemerkenswerten Unterschiede, welche zwischen den Spicula verschiedener Arten bestehen, hat zuerst Deslongchamps (1865, S. 13) betont: . . . »j'y constatais qu'en passant d'un groupe à un autre, le nombre, l'arrangement et la consistance des spicules étaient tres variables et que chaque espèce avait, pour ainsi dire, sa forme des spicules charactéristique«; man hat dann später auch vielfach bei der Beschreibung der Arten die Spicula berücksichtigt und abgebildet, aber doch mehr nebenbei, ohne ihnen zur Unterscheidung von schwierig auseinander zu haltenden Formen eine größere oder gar ausschlaggebende Bedeutung beizulegen.

So ist es begreiflich, daß man, von Ausnahmen abgesehen, meist nur einzelne isolierte Spicula abgebildet und auch nicht genau angegeben hat, woher sie genommen waren. Das Charakteristische liegt nun aber nicht allein in der Gestalt des einzelnen Spiculums, sondern ebenso sehr auch in der Gesamtanordnung dieser Elemente. Außerdem ist es nötig, genau die Stelle anzugeben, von der die abgebildeten Kalkkörper stammen, ebenso, ob es sich um ein junges oder um ein erwachsenes Individuum handelt. Denn Gestalt und Anordnung der Spicula wechseln, wie noch genauer gezeigt wird, nicht nur mit dem Alter, sondern auch mit der Körperstelle.

Allgemeine Angaben, wie »aus dem Mantel«, »aus der Körperwand« helfen meist nicht viel.

Will man verwertbare Resultate erhalten, so muß man Gruppen von Spicula in ihrer natürlichen Lage von entsprechenden Körperstellen vergleichen und muß zum Teil auch die Gesamtverbreitung der Spicula berücksichtigen.

Die Vergleichung wird sehr erleichtert, wenn man die in gleicher Vergrößerung angefertigten Bilder nebeneinander legt. Ich fand, daß eine Vergrößerung von 45/1 für alle untersuchten Formen ausreicht. Alle meine Abbildungen sind, soweit sie sich auf Spicula des Mantels und der Körperwand beziehen, in diesem Maßstab photographisch hergestellt. Es dürfte sich empfehlen, wenn dieselbe Vergrößerung auch von andern eingehalten würde. Die Vergleichung würde so außerordentlich erleichtert werden.

Die Technik der Untersuchung ist einfach. Mit Rücksicht auf möglichste Schonung des Materials habe ich zur Vergleichung in erster Linie die ventrale Körperwand und die hinterste Partie des ventralen Mantels gewählt. Wenn man die Schalen eines trockenen oder Alkoholexemplares vorsichtig etwas aufklemmt, so kann man mit Messer, Schere und Pinzette diese Teile ganz oder zur Hälfte leicht herauspräparieren, ohne das Exemplar weiter zu schädigen. In derselben Weise kann man auch den einen Seitenarm zur Untersuchung herausnehmen.

Die Montierung geschieht ohne jede Färbung in Damarlack. Trockenes Material legt man zur Entfernung der Luft zunächst für einige Zeit in altes Terpentinöl. Die Arme von kleineren Exemplaren kann man ebenso behandeln. Bei größeren Tieren ist es vorteilhafter, den Arm in einem flachen Schälchen in Terpentin- oder Zedernholzöl, oder auch in flüssigem Paraffin zu untersuchen. Man kann ihn so durch Unterschieben und Anlegen von Glasstückchen leicht in jede gewünschte Lage bringen, was in fest montierten Präparaten nicht mehr möglich ist. Die Aufbewahrung erfolgt dann in Alkohol oder auch in (säurefreiem!) Paraffinum liquidum. Die Präparate werden dem Exemplar entsprechend bezeichnet und mit diesem aufbewahrt, so daß sie für Nachuntersuchungen des Exemplares stets zur Hand sind.

Kalkkörperchen finden sich bei folgenden Gattungen: *Liothyrina, Terebratulina, Dyscolia, Eucalathis, Chlidonophora, Laqueus, Mühlfeldtia, Kraussina, Platidia, Thecidium*[1].

Sie liegen in der bindegewebigen Grundsubstanz der Körperwand,

[1] Die Spicula von *Thecidium* zeigen, wie bekannt, ein andres Verhalten als bei den übrigen Formen.

Digitized by Google

des Mantels und der Arme, von flächenhaft angeordneten Zellen umgeben, deren Produkt sie sind (VAN BEMMELEN 1883).

Die Spicula bestehen aus Kalkspat. Der Form nach sind sie entweder massig entwickelt, als durchbrochene Platten mit randlichen Fortsätzen, oder sie sind zierlich, reich oder auch wenig verästelt. Auf der Oberfläche tragen sie mehr oder weniger zahlreiche Höckerchen oder Dornen. Nicht selten sind sie bei massiger Entwicklung durch ihre Fortsätze fest miteinander verbunden, so daß sie auch nach Zerstörung der Weichteile noch im Zusammenhang bleiben (besonders an den Armen). Gelegentlich finden sich (vgl. Fig. 1 u. 7) einzelne Spicula, die sich von den übrigen durch auffallend blasse Beschaffenheit auszeichnen, wie das auch deutlich in den Abbildungen zur Geltung kommt. Woher das rührt, ist mir noch unverständlich.

Wenn überhaupt Spicula gebildet werden, so finden sie sich in der Regel gleichzeitig in der Körperwand, dem Mantel und den Armen[1]. In selteneren Fällen fehlen sie im Mantel oder sind hier auf die hintersten Teile beschränkt. Nach dem Mantelrande zu werden sie unter oft bedeutender Veränderung der Gestalt kleiner und spärlicher. Meist fehlen sie in nächster Nähe des Randes ganz. Zum Teil liegen sie, abgesehen vom hintersten Teile des Mantels, nur im Verlauf der Mantelsinus (z. B. *Liothyrina sphenoidea* u. a.), oder sie sind auf die Region beschränkt, in der die Gonaden liegen. So kommt es, daß meist die mittlere Region des Mantels von Kalkkörpern frei bleibt.

Am Armapparat ergeben sich nach den Regionen Verschiedenheiten insofern, als gewöhnlich auf der Ventralseite der Seitenarme, und noch mehr an den Spiralarmen, die auch nach Gestalt und Größe veränderten Spicula an Zahl spärlicher werden, um schließlich gegen das Ende der Spiralarme gewöhnlich ganz zu verschwinden. Für die Cirren bestehen Unterschiede, indem einmal die Cirren beider Reihen Spicula führen (das ist die Regel), das andre Mal nur die der einen Reihe mit solchen versehen sind.

Im Bau zeigen die Spicula des Armapparates in der Regel einen besonderen Typus im Vergleich mit denen der Körperwand und des Mantels. Aber auch sonst bestehen im Bau Verschiedenheiten nach Regionen. So sind gewöhnlich die Spicula der dorsalen Körperwand massiger entwickelt als die der ventralen. Vgl. Fig. 5 u. 6; Fig. 9 u. 10.

Will man nun die Spicula als systematisches Merkmal benutzen,

[1] *Laqueus* hat in der Körperwand Spicula. In dem durch ein wohlentwickeltes Armgerüst gestützten Armapparat fehlen sie.

Digitized by Google

so bedingen die kurz skizzierten regionären Verschiedenheiten, daß man stets nur Spicula von entsprechenden Regionen miteinander vergleichen darf. So kann man nur entsprechende Teile des Armapparates, oder Dorsalwand mit Dorsalwand usw. vergleichen.

Die für eine systematische Verwendung der Spicula wichtigste Frage: Inwieweit sind Gestalt und Lagerungsverhältnisse der Spicula bei verschiedenen Exemplaren derselben Art an entsprechenden Körperstellen konstant? habe ich so geprüft, daß ich von einer Art eine größere Zahl von erwachsenen Exemplaren herausgriff, von diesen entsprechende Präparate anfertigte und verglich. In Fig. 1—3 sind die drei am meisten verschiedenen Präparate aus einer Serie von 20 Exemplaren von *Terebratulina caput serpentis* L. dargestellt. Kleine Unterschiede bestehen, aber der gemeinschaftliche Typus tritt heraus, wenn man ein Präparat von derselben Stelle von *Terebratulina septentrionalis* Couth. (Fig. 7) oder *Terebratulina valdiviae* n. sp. (Fig. 5) damit vergleicht.

Jedenfalls sind, sobald man eine Gruppe von Spiculis in ihrer natürlichen Zusammenlagerung betrachtet, die Unterschiede so in die Augen springend, daß man danach Arten unterscheiden kann. Eine Schwierigkeit besteht ja darin, daß diese Dinge sich nicht so beschreiben lassen, daß ein andrer sie nach der Beschreibung mit Sicherheit wiedererkennen kann. Diese Schwierigkeit besteht aber auch in andern Fällen und läßt sich durch eine Abbildung vermeiden.

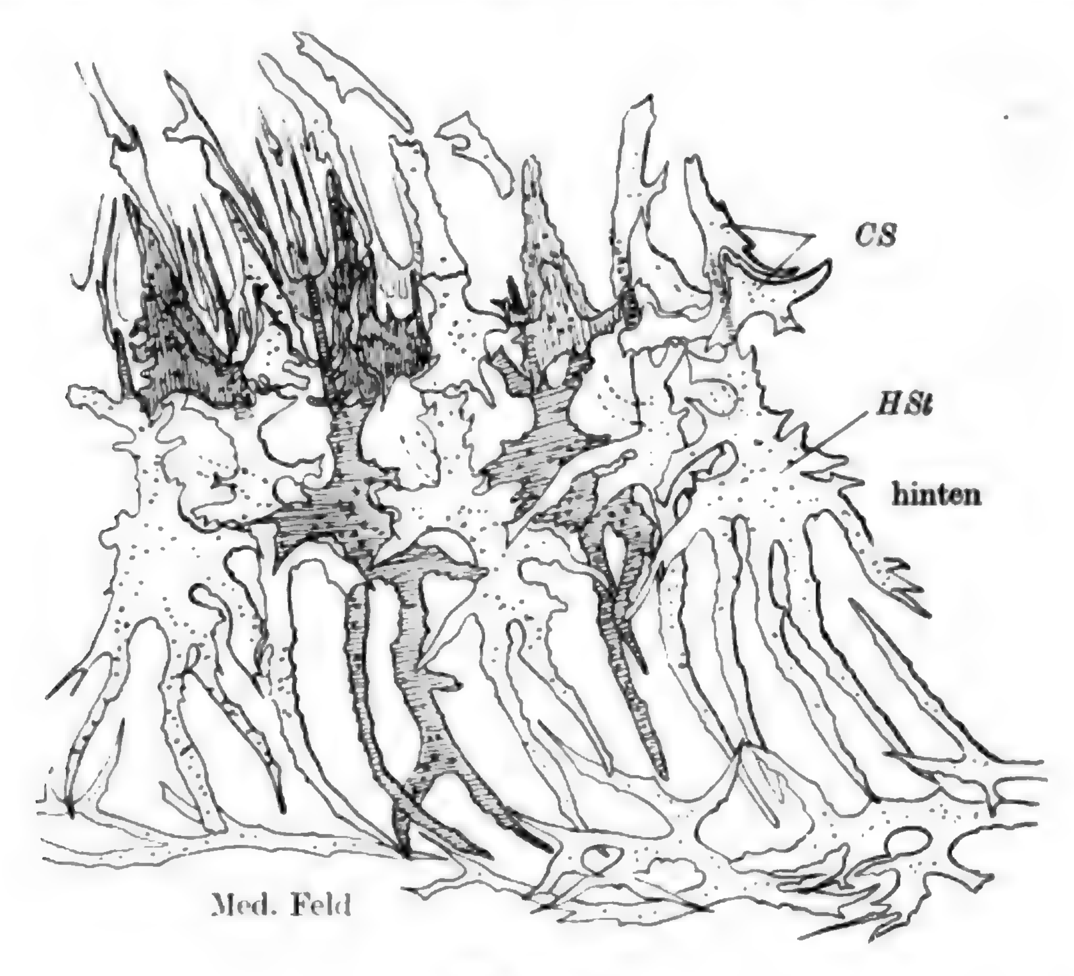
Ich habe in derselben Weise je eine Anzahl Exemplare von *Terebratulina septentrionalis*, *valdiviae* n. sp., *abyssicola*, *japonica*, *Liothyrina vitrea*, *antarctica* geprüft. Das Ergebnis war das gleiche. Auch die Gesamtverbreitung der Spicula bei Exemplaren einer und derselben Art ist die gleiche[1]. Ich muß darum den Kalkkörpern der Körperwand und des Mantels zur Unterscheidung der Arten eine große Bedeutung beilegen. Dasselbe gilt bis zu einem gewissen Grade auch für die Spicula des Armapparates. Bei den Liothyrinen liegen hier die Spicula nicht allzu dicht, so daß sie der Untersuchung meist leicht zugänglich sind. Immerhin ist diese wegen der körperlichen Beschaffenheit des Objektes wesentlich mühseliger als beim Mantel oder bei der Körperwand. Die Unterschiede zwischen verschiedenen Formen sind oft groß genug. Vgl. BLOCHMANN 1906 und die Textfig. 1, 2, 5 u. 6 dieser Mitteilung. Bei den Terebratulinen u. a. sind die Spicula der Arme recht massig und fest ineinander verkeilt, so daß die Untersuchung sehr erschwert wird. Ich

[1] Vgl. dazu das im speziellen Teil bei *Liothyrina cubensis* gesagte.

Digitized by Google

habe sie auch meist unterlassen, weil ja die Spicula von Mantel und Körperwand leicht zugänglich und charakteristisch sind.

Nach dem Gesagten darf man also wohl als allgemein gültig behaupten: Die Variationsbreite ist für Gestalt und Anordnung der Spicula an entsprechenden Körperstellen verschiedener Individuen derselben Art eine so beschränkte, daß diese Elemente als wertvolle systematische Merkmale gelten dürfen. Eine ausschlaggebende Bedeutung wird den Spiculis dann zukommen, wenn sie bei zwei nach Bau der



Textfig. 1.

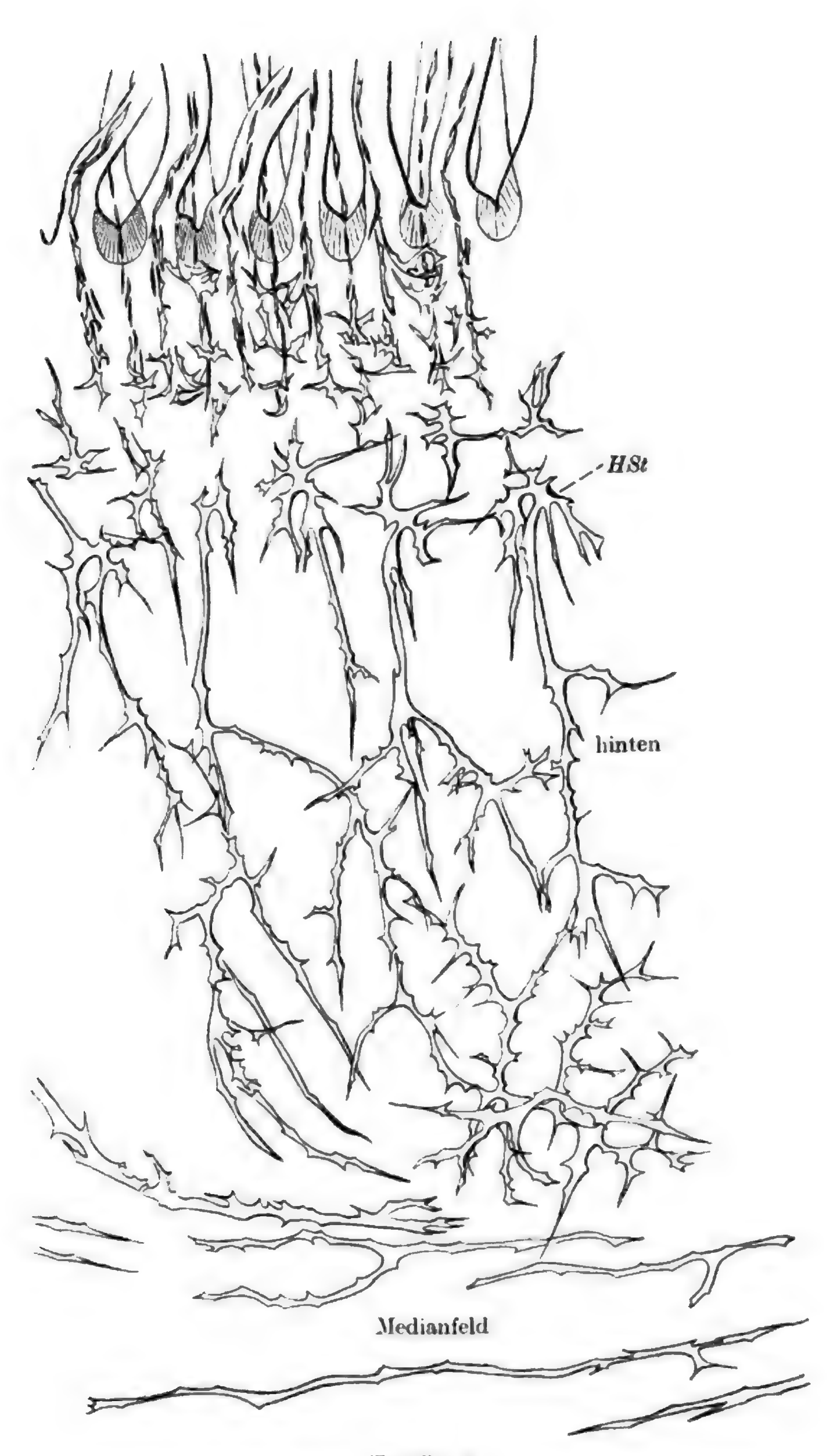
Liothyrina affinis Calcara (Sardinien). Mitte der Dorsalseite des rechten Seitenarmes von einem trockenen Exemplar, weshalb die Cirren z. T. abgebrochen sind. 75/1. *CS*, Cirrensockel. *HSt*, Hauptstück.

Schale usw. nicht scharf unterscheidbaren Formen konstante Unterschiede aufweisen.

Man wird dann auf Grund der Verschiedenheit der Spicula diese Formen scheiden müssen. Ob man ihnen danach den Wert von Arten oder von konstanten Varietäten zuerkennen will, bleibt dem subjektiven Ermessen überlassen.

Daß bei jungen Tieren die charakteristischen Verhältnisse oft nicht oder nicht deutlich zu finden sind, ist begreiflich (vgl. Fig. 1—3 u. 4).

Digitized by Google



Textfig. 2.
Liothyrina vitrea Born (Neapel). Mitte der Dorsalseite des rechten Seitenarmes.
Etwa 100/1. Bezeichnungen wie in Textfig. 1.

Digitized by Google

Handelt es sich um solche allein, so wird unter Umständen eine sichere Bestimmung auch mit Hilfe der Spicula nicht möglich sein. Geschlechtsreife ist kein Kriterium dafür, daß das Tier vollkommen erwachsen ist. Bei *Terebratulina caput serpentis* z. B., aber auch bei andern, habe ich mich oft davon überzeugt, daß die Exemplare schon reife Geschlechtsprodukte hatten, wenn das Armgerüst noch lange nicht seine endgültige Ausbildung aufweist.

Nun sollen einige Beispiele zeigen, daß man durch genaue Berücksichtigung der Spicula in Fällen, wo bisher die Meinungen über Selbständigkeit und Unselbständigkeit von Formen ganz verschieden waren, leicht zur Entscheidung kommen kann[1]. Als erstes Beispiel wähle ich die wohlbekannten Mittelmeerformen: *Liothyrina vitrea* Born und *L. affinis* Calcara. Die erste ist längst bekannt, die andre wurde von Philippi in fossilem Zustand aufgefunden und *L. vitrea minor* genannt. Suess (1859, S. 20), der recente Exemplare von Lipari gesehen hatte, betrachtet sie als besondere Art: *Terebratula minor* Suess. Zu derselben Ansicht war schon vorher Calcara gekommen, der ihr den Namen *T. affinis* gegeben hatte. Jeffreys (1878, S. 404) erklärte sie für eine Varietät von *T. vitrea* und hielt die von Friele (1877) von Jan Mayen beschriebene *L. arctica* für identisch mit ihr, ebenso die von Adams aus Japan angeführte *T. davidsoni*. Davidson (1879, Challenger Report, p. 29) betrachtet sie auch als Varietät und glaubt, daß eine am Kap der guten Hoffnung gefundene Form mit der Mittelmeerform identisch ist. Er rechnet weiter hinzu eine Form aus der Antillenregion, die japanische (*davidsoni* Adams) und arktische (*arctica* Friele) Form.

Auch 1886 (Recent Brachiopoda, p. 9) führt Davidson die *L. affinis* zwar noch als Varietät von *L. vitrea* an, sagt aber: »I cannot however get rid of the idea, that *L. minor* is more than a small race or variety of *Liothyrina vitrea.*« Dieselben Zweifel äußert er nun auch für *L. davidsoni*, welche auch Dall für selbständig hält (vgl. Chall. Rep., p. 30). Auch Oehlert 1887 (in Fischers Manuel, p. 1247) betrachtet *L. affinis* als Varietät von *L. vitrea* und vereinigt damit auch *L. arctica* Friele. Fischer und Oehlert (1891, S. 54) halten es für diskutabel, alle die bekannten kleinen Arten für Lokalrassen von *L. vitrea* zu halten, so daß diese dann zusammen mit diesen Rassen eine ungefähr kosmopolitische Verbreitung hätte.

[1] Für die hier und im folgenden angeführten Arten finden sich die nötigen Verweise auf Habitusbilder usw. in der Zusammenstellung auf S. 612 f.

Digitized by Google

Diese in keiner Weise vereinbarten Ansichten verschiedener auf dem Gebiet sehr erfahrener Forscher zeigen deutlich, daß durch die von der Schale allein gebotenen Merkmale eben einfach keine vollkommene Klarheit sich erreichen läßt. Daß auf so schwankenden systematischen Grundlagen — in vielen andern Fällen ist es nicht besser — keine brauchbaren geographischen Konstruktionen aufführbar sind, leuchtet ohne weiteres ein.

Alle diese Zweifel lösen sich sofort, wenn man die Spicula beider Formen miteinander vergleicht.

Textfig. 1 u. 2 geben die Spiculaverhältnisse der Seitenarme. Die Verschiedenheit ist auffallend genug. Ganz abgesehen von allen Unterschieden im einzelnen ist es das Vorhandensein der Cirrensockel bei *L. affinis* und das Fehlen derselben bei *L. vitrea*, was die beiden Formen nicht nur leicht und deutlich als wohl abgegrenzte Arten charakterisiert, sondern sie sogar, wie ich schon in meiner vorläufigen Mitteilung (1906) kurz andeutete, verschiedenen Gruppen zuweist.

Nicht minder charakteristisch sind die Unterschiede in der Ausbildung der Spicula der Körperwand (vgl. Fig. 8 mit Fig. 9). *L. affinis* zeigt ziemlich derbe, sehr reich bedornte, dicht zusammengefügte Spicula, während sie bei *L. vitrea* zierlich, reich verästelt und wenig bedornt sind. Auch die Ausbildung des Armgerüstes beider Arten ist verschieden (vgl. Fig. 28 und 30). Es kann also gar keinem Zweifel unterliegen, daß beide Formen grundverschieden sind. Um auch den Einwand, den man etwa noch machen könnte, daß die *L. affinis* die Jugendform von *L. vitrea* wäre, auszuschließen, habe ich eine Anzahl Exemplare von *L. vitrea* aus Neapel, die in der Größe mit *L. affinis* etwa übereinstimmten, geprüft und auch hier die charakteristischen Unterschiede gefunden.

L. arctica ergibt sich, wie das ja auch Davidson (Rec. Br.) anerkennt, als wohl umgrenzte Art. Die Form, welche Davidson vom Kap als *L. affinis* (= *vitrea* var. *minor*) anführt, ist wieder deutlich verschieden. Vgl. die ganz differente Ausbildung des Armgerüstes (Fig. 30 u. 31)[1], und dasselbe wird auch für die aus Japan stammende *L. davidsoni* Ad.,

[1] Davidson sagt (Chall. Rep. p. 30): »I showed the Challenger specimens to Dr. Gwyne Jeffreys, who placed them among a number obtained by himself from the Bay of Naples. Had we not previously marked the larger Cape specimens we could not have distinguished them. This fact is, I think, sufficient proof of their identity.« Das zeigt nur, daß beide zu großen Wert auf den allgemeinen Habitus legten. Die genauere Vergleichung des Armgerüstes hätte ohne weiteres Unterschiede ergeben.

ebenso für die von Dall aus dem Golf von Panama beschriebene *L. clarkeana* gelten.

Die Arten: *Liothyrina sphenoidea* Phil. und *cubensis* Pourt. bilden ein zweites vortreffliches Beispiel für die Wichtigkeit der Spicula. *L. sphenoidea* wurde von Philippi eine fossile Art aus dem Tertiär von Süditalien genannt. Jeffreys (1878) stellte nach dem Material der Lightning- und der Porcupine-Expedition fest, daß diese Form noch recent an der portugiesischen Küste vorkommt. Gleichzeitig hält er nach sorgfältiger Untersuchung von Vergleichsmaterial die von Pourtalès (1867) beschriebene, in der Antillenregion gefundene *Liothyrina cubensis* für identisch mit der europäischen *sphenoidea* und erklärt diese so vereinigten Formen für eine Varietät der *L. vitrea*.

Mit der letzten Ansicht hat er keinen Beifall gefunden. Dagegen wurde die erste, Identität von *L. sphenoidea* und *cubensis*, späterhin allgemein angenommen. Davidson, der 1880 (im Challenger Rep.) *L. cubensis* noch als besondere Art anführt, vereinigt sie 1887 (Rec. Brach.) mit *L. sphenoidea*. Fischer und Oehlert (1891, S. 61) sind der gleichen Ansicht.

Auch in diesem Falle zeigen die Spicula (Fig. 11, 13) bedeutende Verschiedenheit.

Jedenfalls ist der Unterschied so groß, daß man nach den bisherigen Erfahrungen beide Formen auseinander halten muß, um so mehr, als auch noch andre Merkmale nicht ganz übereinstimmen.

Ein weiteres gutes Beispiel für den systematischen Wert der Spicula bietet eine von der Valdivia-Expedition erbeutete *Terebratulina*. In das die zahlreichen Exemplare enthaltende Glas war neben der Fundortsangabe jedenfalls von dem das Material konservierenden Kollegen ein Zettel gelegt mit dem Vermerk: *Terebratulina caput serpentis*. Dafür hielt ich die Form ebenfalls und stellte das Glas uneröffnet, und ohne die Fundortsangabe gelesen zu haben, beiseite. Die Valdivia hatte ja in Gegenden gedredgt, wo *T. caput serpentis* vorkommt. Als ich später das Material genauer sichtete und die Fundortsangabe Indischer Ozean, dicht unter der Südküste von Nias 677 m las, stiegen mir Zweifel an der Richtigkeit der Bestimmung auf, da das Vorkommen von *T. caput serpentis* im Indischen Ozean doch zu auffallend gewesen wäre. Nun bemerkte ich auch, daß die Exemplare durchweg etwas dünner und breiter sind, als die typische *T. caput serpentis*.

Die Untersuchung der Spicula gab sofort Klarheit. Sie sind (Fig. 5) vollkommen verschieden von denen der *T. caput serpentis* (Fig. 1—3).

Digitized by Google

Auch das Armgerüst zeigt deutliche Unterschiede. Es handelt sich entschieden um eine neue Art, die ich *Terebratulina valdiviae* nenne[1].

Die angeführten Beispiele mögen genügen, um die Bedeutung der Spicula zur genauen Abgrenzung der Arten zu zeigen. Sie ließen sich leicht bedeutend vermehren.

Auf die, wie ich glaube, bemerkenswerten Folgerungen, die sich für die geographische Verbreitung der Brachiopoden aus den angeführten und ähnlichen Beispielen ergeben, komme ich am Schlusse zu sprechen.

Bei vielen Testicardinen und allen Ecardinen fehlen die Spicula.

Für die Testicardinen bieten nun, soweit sie vorhanden sind, die Schalenporen oder, vielleicht besser gesagt, die Schalentuben in ihrem Bau und in ihrer Verteilung wertvolle Anhaltspunkte. Ebenso ist auch die bekannte, durch die Enden der die Schale aufbauenden Kalkprismen bedingte, meist das Aussehen eines Schuppenpanzers bietende Struktur der Schaleninnenfläche, ich will es kurz »das Schalenmosaik« nennen, von Bedeutung.

Diesen Dingen ist bis jetzt von den Systematikern keine weitere Aufmerksamkeit geschenkt worden. Man findet zwar oft genug die Angabe: Schale mit Poren, oder mit feinen Poren, was eigentlich ganz überflüssig ist, da es für die große Mehrzahl der Testicardinen gilt.

Für einzelne Formen ist auch notiert, daß die Tuben verzweigt sind usw. Nun hat van Bemmelen (1883) hervorgehoben, daß bei einer und derselben Art die Entfernung der Schalenporen voneinander an allen Teilen der Schale die gleiche ist, d. h. also daß auf jede Flächeneinheit der Schale annähernd gleich viele Poren kommen.

Ich prüfte nun 1) Ob die Zahl der Poren auf der Flächeneinheit bei verschiedenen Exemplaren derselben Art annähernd konstant ist, 2) ob sich für verschiedene Arten derselben Gattung deutliche und konstante Unterschiede in dieser Hinsicht ergeben[2].

---

[1] Diese neue Art stimmt im allgemeinen Habitus mit der Mittelmeerform der *T. caput serpentis* überein, ist aber etwas flacher und breiter. Es finden sich charakteristische Unterschiede im Bau des Armgerüstes, auf die hier nicht näher eingegangen werden kann. Die Unterschiede in der Ausbildung der Spicula, die durchaus konstant sind, genügen vollkommen, um die beiden Formen zu scheiden.

[2] Die Untersuchung dieser Dinge läßt sich mit einem Netzmikrometer machen. Bequemer und sicherer ist folgendes Verfahren, welches den Vorteil hat, das Beobachtungsergebnis durch Zeichnung festzulegen. Man benutzt den Zeichenapparat, wählt die Vergrößerung so, daß 1 mm des Objektmikrometers genau 100 mm auf dem zum Zeichnen benutzten Millimeterpapier deckt, was bei der Auswahl passender Systeme und Oculare (z. B. Zeiss B und Ocular 3)

Digitized by Google

Die Zahl der Poren auf der Flächeneinheit schwankt nun für dasselbe Individuum innerhalb sehr enger Grenzen. Bei einem Exemplar der *Macandrevia cranium* ergaben acht Zählungen an verschiedenen Stellen der Ventralschale als Maximum 216, als Minimum 192 Poren auf den qmm.

Für verschiedene Individuen derselben Art sind die Schwankungen etwas größer. Gelegentlich, wenn auch selten, trifft man ein Individuum mit stärkerer Abweichung in der Zahl.

Unter zehn untersuchten Exemplaren der *Macandrevia cranium* zeigte eines die oben angegebenen Zahlen und im Durchschnitt 202 Poren auf den qmm. Für die andern neun (darunter Exemplare verschiedener Größe von 10 mm an) ergab sich bei je drei Zählungen als Maximum 272, als Minimum 236, als Durchschnitt 252 pro qmm.

Hinsichtlich des zweiten Punktes, konstante und deutliche Unterschiede in der Porenzahl bei Arten derselben Gattung, fällt das Ergebnis je nach der Gattung verschieden aus. Es zeigen z. B. die durch die Spicula so deutlich verschiedenen Arten der Liothyrinen mit Cirrensockel so unbedeutende Unterschiede in der Porenzahl, daß sie praktisch unbrauchbar sind.

Wenn sich aber bei einander im ganzen Habitus ähnlichen Arten einer Gattung konstant so auffallende Unterschiede ergeben, wie in dem in meiner vorläufigen Mitteilung (1906) angeführten Beispiel *Terebratella enzenspergeri* (84—112 Poren pro qmm) und *Terebratella*

durch geringes Verschieben des Tubus sehr genau zu erreichen ist. Dann zeichnet man alle Poren, die auf einer quadratischen Fläche des Papieres von 5 cm Seitenlänge erscheinen, die also $^1/_4$ qmm der Schalenoberfläche entspricht, ein und erhält so leicht die Zahl der Poren für 1 qmm. Bei der gewöhnlich sehr regelmäßigen Anordnung der Poren sieht man meist durch einen Blick auf die Zeichnung, ob etwa irgendwo ein Porus vergessen wurde. Das Zählen der Poren auf der Zeichnung geht leichter und schneller, auch wohl sicherer als mit Hilfe des Netzmikrometers. Will man ganz exakt arbeiten, so stellt man den Zeichentisch der Anweisung entsprechend schief. Für die kleine Fläche ist aber die Verzerrung so unbedeutend, daß man sie vernachlässigen kann. Die Zählungen habe ich, soweit das möglich war, auf der Innenseite der Ventralschale in der Nähe der Mitte, vor den Muskelansätzen vorgenommen, und zwar mindestens drei Zählungen an jeder Schale. Das kann an der unverletzten, in passender Weise auf dem Objektträger festgelegten Schale geschehen. Sollen die Schalenklappen nicht getrennt werden, so kann man auch, wenn das Objekt durchsichtig genug ist, oder wenn die Poren im auffallenden Licht deutlich erkennbar sind, auf der Außenseite zählen. Die Zahl für die Flächeneinheit bleibt dieselbe wie für die Innenseite, auch wenn die Tuben sich nach außen bedeutend erweitern. Die Zwischenräume werden aber natürlich kleiner.

dorsata (180—212), so wird man diese Formen für verschieden halten müssen, um so mehr, wenn noch bemerkenswerte Unterschiede in der Weite der Schalentuben hinzukommen, wie das gerade bei den erwähnten Arten in auffallender Weise zutrifft.

Die Textfig. 3 u. 4 zeigen das besser als eine lange Beschreibung.

Solcher Fälle gibt es noch mehr. So ist, abgesehen von den Unterschieden in den Spiculis, die relativ große Weite der Schalenporen bei

Textfig. 3.

Terebratella dorsata Gmel. Patagonien.

Textfig. 4.

Terebratella enzenspergeri Bl. Kerguelen.

Jedesmal $^1/_4$ qmm der äußeren Oberfläche der Ventralschale 100/1.

Liothyrina antarctica ein recht gutes Merkmal gegenüber andern ähnlichen Formen.

Man wird sich in Zukunft nicht darauf beschränken dürfen, anzugeben, die Schale ist grobporig oder feinporig, sondern man wird die Durchmesser der äußeren und inneren Öffnung der Schalentuben angeben. Unter Umständen wird man durch eine genaue Maßangabe eine Form ohne weiteres erkenntlich machen.

Es ist z. B. bis jetzt keine andre *Magellania* bekannt, die so große Poren (60 auf 90 μ) hätte, wie die von mir (1906) beschriebene *M. joubini* aus dem Material der Gaußexpedition, so daß also, vorderhand wenigstens, die Porenweite vollkommen zur Charakterisierung der Art genügen könnte[1].

Manchmal, z. B. bei den Terebratulinen, sind die Schalentuben

[1] Es mag bei dieser Gelegenheit bemerkt werden, daß die von E. Smith 1907 nach dem Material der Discovery aus den antarktischen Regionen beschriebene *Magellania sulcata* mit *M. joubini* identisch ist. Demnach hat *M. sulcata* als Synonym zu gelten.

Digitized by Google

nach außen verzweigt. Die Art der Verästelung kann bei verschiedenen Arten bedeutende Unterschiede ergeben.

Endlich finden sich Verschiedenheiten in der Ausbildung des Schalenmosaiks. In der Regel zeigt dieses die bekannte Schuppenpanzerstruktur. Diese kann nach den Arten verschieden sein[1]. Ganz charakteristisch sind z. B. die Unterschiede dieses Schalenmosaiks bei den drei *Rhynchonella*-Arten, auf welche sich Fig. 16—18 beziehen. Ich habe diese Formen als Beispiele gewählt, weil über ihre specifische Verschiedenheit nie Zweifel bestanden. Da nun hier für allgemein anerkannte Arten deutliche, z. T. auffallende Verschiedenheiten des Schalenmosaiks sich ergeben, so wird man auch zwei sonst einander ähnliche Formen bei einer charakteristischen Verschiedenheit des Schalenmosaiks für specifisch verschieden halten dürfen.

Die *Liothyrina*-Arten zeigen, soweit ich sie in dieser Beziehung prüfen konnte, ein ganz abweichendes Schalenmosaik. In der Nähe des Schalenrandes liegen die Verhältnisse wie sonst. Es sind hier die Prismenbasen in dem Rande annähernd paralleler Anordnung vorhanden (van Bemmelen, 1882, Fig. 1). In den älteren Teilen der Schale findet sich eine Zeichnung, wie sie etwa ein Endothel im Flächenbild bietet (van Bemmelen, 1882, Fig. 2, 4), meine Fig. 15.

Wie diese Zeichnung aus der Schuppenstruktur hervorgeht, bedarf noch genauerer Untersuchung. Sie ist auch bei fossilen Formen (z. B. *Terebratula carnea*) vorhanden, während andre (z. B. *Terebratula gregaria*) die gewöhnliche Schuppenstruktur aufweisen. Um über fossile Formen etwas Allgemeineres in dieser Hinsicht sagen zu können, sind meine Erfahrungen noch zu gering. Dagegen habe ich diese Struktur bei allen untersuchten recenten Liothyrinen gefunden, am wenigsten ausgesprochen bei *L. antarctica*.

Bei einzelnen Exemplaren von *L. uva* fanden sich da und dort Inseln, welche die gewöhnliche Schuppenstruktur zeigen. Zum Vergleich habe ich auch für diese Dinge die Mitte der Ventralschale vor den Muskelinsertionen gewählt. An den Muskelinsertionen zeigt das Mosaik meist Veränderungen durch unregelmäßige Ausbildung.

Man wird nun natürlich weder das eine noch das andre der hier besprochenen Merkmale als absolut sicheres Unterscheidungszeichen benutzen dürfen. Aber diese Dinge, im Zusammenhang berücksichtigt und in Verbindung mit andern Verschiedenheiten, werden oft auch in

[1] Es empfiehlt sich, diese Verhältnisse photographisch darzustellen und des leichteren Vergleiches wegen auch die bestimmte Vergrößerung von 175/1, die vollkommen ausreichend ist, festzuhalten.

sonst zweifelhaften Fällen eine klare Entscheidung herbeizuführen ermöglichen.

Das Armgerüst, welches schon längst eine (in manchen Fällen wohl nicht ganz mit Recht) ausschlaggebende Rolle zur Scheidung der Gattungen spielt, zeigt nicht selten auch charakteristische Unterschiede von Art zu Art, die nicht immer so eingehend berücksichtigt wurden, wie sie es verdienen. Die Unterschiede fallen oft nicht gerade direkt auf und sind nicht leicht unzweideutig zu beschreiben. Um so wichtiger sind getreue bildliche Darstellungen, für deren Herstellung wieder die Photographie sich am besten eignet.

Die charakteristischen Unterschiede im Bau des Armgerüstes von *Liothyrina affinis* und der mit ihr bisher zusammengeworfenen Form vom Kap wurden schon oben erwähnt.

Diese Verhältnisse werden besonders dann genaueste Berücksichtigung finden müssen, wenn nur leere Schalen zur Verfügung stehen. So ist es mir gelungen, durch die Verschiedenheiten des Armgerüstes und der Porenzahl sicher nachzuweisen, daß die von Davidson, Challenger Report Taf. II, Fig. 3, *3a*, *3b*, abgebildete, von der australischen Küste stammende Form nicht *L. uva*, sondern eine neue, von mir (1906) *L. fulva* genannte Art ist. Ein Vergleich der Abbildungen Fig. 25 u. 26 zeigt die auffallenden Verschiedenheiten des Armgerüstes beider Formen. Für *L. uva* ist durchaus charakteristisch die starke Divergenz der Schenkel, die sich in ähnlicher Weise bei keiner bis jetzt bekannten lebenden *Liothyrina* findet. Bei *L. fulva* sind die Schenkel fast parallel. Der Übergang zur Querbrücke und diese selbst sind bei beiden Arten ganz verschieden.

Ein Vergleich der von mir gegebenen Photographie mit der angeführten Abbildung von Davidson zeigt, daß die letztere nicht den natürlichen Verhältnissen entspricht. Das gilt übrigens auch für einige Abbildungen von Armgerüsten andrer Arten bei Davidson. Zum Teil ist jedenfalls der gewählte zu kleine Maßstab die Ursache der Unähnlichkeit.

Neben diesen Verschiedenheiten des Armgerüstes finden sich auch noch andre Unterschiede zwischen *L. uva* und *L. fulva*.

Daß, ganz allgemein gesagt, das Armgerüst von Art zu Art Verschiedenheiten zeigt, ergibt sich sehr schön aus einem Vergleich der Fig. 23—31, welche die Armgerüste von neun verschiedenen *Liothyrina*-Arten darstellen.

Ich habe nun bei Formen, von denen ich größeres Material hatte, wie *Terebratulina caput serpentis* und *T. septentrionalis* bei *Macandrevia*

Digitized by Google

cranium jedesmal einige Dutzend Exemplare auf die Beschaffenheit des Armgerüstes verglichen, und ich kann danach sagen, daß im allgemeinen die bei Exemplaren einer und derselben Art vorkommenden Verschiedenheiten nicht groß sind, so daß man wohl diesen Dingen Wert zur Unterscheidung der Arten beilegen kann. Selbstverständlich gilt auch hier das oben über die Verwendung der Spicula, der Porenzahl usw. gesagte. Man wird, wenn irgend möglich, mehrere Merkmale zur Unterscheidung benutzen.

Eine nicht ganz unbedeutende Variabilität des Armgerüstes hat sich für *Liothyrina cubensis* ergeben (Fig. 24 *a*, *c*, *d*). Das in Fig. 24 *c* dargestellte Armgerüst sieht dem von *L. sphenoidea* (Fig. 23*a*) ziemlich ähnlich. Trotzdem aber zeigt die genauere Betrachtung für die Fig. 24*a*, *c*, *d* (*L. cubensis*) einerseits gewisse übereinstimmende Punkte, die gleichzeitig einen Unterschied gegenüber Fig. 23*a* (*L. sphenoidea*) bedeuten.

(Genaueres siehe im speziellen Teil.)

Im folgenden gebe ich eine Übersicht über die *Liothyrina*-Arten, um zu zeigen, wie diese unter Verwertung der besprochenen Merkmale abzugrenzen sind. Ausführlichere Beschreibungen sollen nur da, wo es nötig ist, gegeben werden. Wo über die eine oder andre Art keine Zweifel bestehen, werde ich einfach auf die Literatur verweisen. Für jede Art wird die geographische Verbreitung angegeben als Grundlage für die späteren Ausführungen.

Die Literaturangaben beschränke ich auf das Wichtigste. Die ältere Literatur findet sich bei Davidson, Challenger Report; Davidson, Recent Brachiopoda; Fischer und Oehlert 1891.

Liothyrina Oehlert 1887.

Ich nehme diese Gruppe so an, wie sie von Oehlert gefaßt wird und halte es auch mit Fischer und Oehlert, 1891, S. 57 Anm., für wahrscheinlich, daß *Terebratula wywillei* Davidson von *Liothyrina* zu trennen ist.

I. Gruppe: Arten mit Cirrensockeln (vgl. Textfig. 1, S. 602).

Für die unter dieser Abteilung angeführten Arten ist das charakteristische Merkmal — das Vorhandensein der Cirrensockel — bis jetzt für folgende nachgewiesen: *L. affinis*, *arctica*, *antarctica*, *winteri*, *uva*. Von den andern ist allein die Schale bekannt. Sie sind also nur vorläufig hier eingereiht.

Digitized by Google

1. *L. affinis* Calcera.

Literatur bei Davidson, R. Br. p. 1.

Abbildung ibid. Taf. I, Fig. 13.

» der Spicula der Körperwand Fig. 8.

» der Spicula der Arme Textfig. 1.

» des Armgerüstes Fig. 30.

Die Artberechtigung dieser kleinen Art dürfte nach dem oben gesagten nun feststehen. Die Untersuchung der Spicula zeigt, daß es ganz unmöglich ist, sie als Varietät von *L. vitrea* zu betrachten. Die Cirren führen Spicula. Genaueres konnte ich am trockenen Material nicht feststellen. Auch das Armgerüst zeigt deutliche Unterschiede gegenüber *L. vitrea*. Vgl. Fig. 28 u. 30.

Ein recht gutes Merkmal bei äußerer Betrachtung ist die im trockenen Zustande stets blaßgelbliche Färbung.

Maße des größten von zahlreichen untersuchten Exemplaren: L. 12,5 mm; Br. 11,0; D. 7,0.

Im Mittelmeer weit verbreitet, 100—200 m. Daß die Art sich auch atlantisch findet, ist wahrscheinlich, doch bedürfen die Angaben dafür: Azoren, Josefine Bank, Kap St. Vincent, Bai von Vigo noch der Bestätigung.

Die Challenger-Expedition hat bei der Insel Culebra (westlich von Portoriko, Antillen) eine leere Schale gefunden, die Davidson für *L. affinis* hält. Auch dieses Vorkommen bedarf der Bestätigung. Es ist wohl möglich, daß *L. affinis* sich dort findet; es kann sich aber ebensogut um eine nahestehende Art handeln.

Die von Davidson auf Grund des Challengermaterials gemachte Angabe, *L. affinis* finde sich am Kap, beruht auf einem Irrtum. Die Valdivia hat die dort vorkommende kleine Art gerade so wie die Challenger-Expedition in Gesellschaft von *Kraussina rubra* und *Terebratulina abyssicola* (nicht *septentrionalis*!) wieder aufgefunden. Fig. 31 zeigt, daß das Armgerüst wesentlich anders gestaltet ist als bei *affinis*. Auch sonst bestehen Verschiedenheiten. Auf das Genauere werde ich bei der Bearbeitung des Valdiviamateriales eingehen.

2. *L. arctica* Friele.

Die ältere Literatur bei Davidson, R. Br., p. 10.

H. J. Posselt, Grönlands Brachiopoder og Blöddyr, Meddel. om Grönland. XXIII (auch separat). Kopenhagen 1898, S. 6.

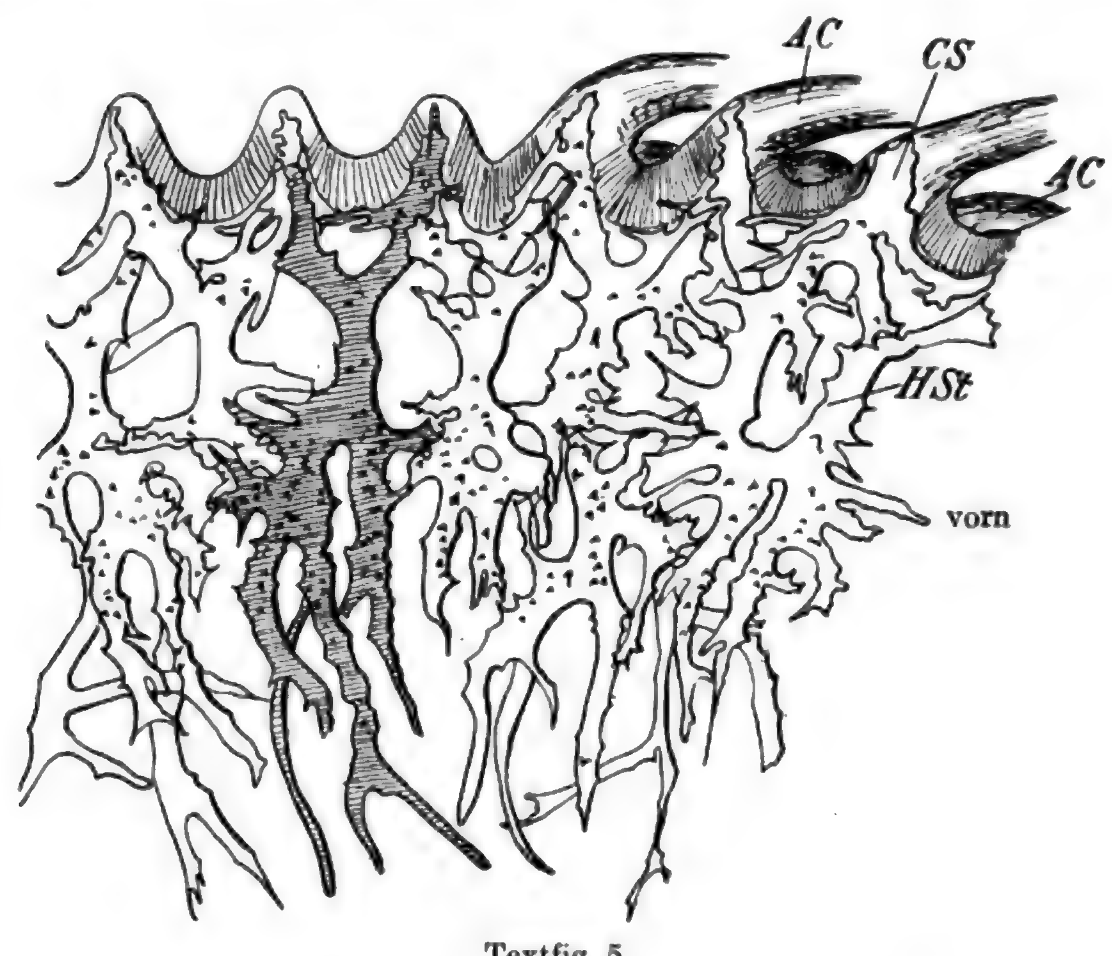
R. Hägg, Arkiv för Zoologi II, 1905, S. 5.

Abbildungen: Davidson, R. Br., Taf. I, Fig. 17, 18.

Digitized by Google

Friele, H., Den Norske Nordhavsexped. III. 1880—1886, Taf. XII, Fig. 17, 18*a*, *b* (18*b* gute Darstellung des Armgerüstes).

Auch für diese Art ist die Selbständigkeit nicht unbezweifelt. Sie wurde für identisch mit *L. affinis* gehalten. Davidson hat ihre Selbständigkeit anerkannt. Ich habe die Originalexemplare Frieles untersucht und muß mich dem durchaus anschließen. Neben der auffallenden



Textfig. 5.
Liothyrina arctica. Spicula von der Dorsalseite des linken Seitenarmes. 90/1.

Dünne und glasartigen Durchsichtigkeit der Schale ist sie schon durch die aufgeblasene, mehr kugelförmige Gestalt von *L. affinis* verschieden. Dazu kommen bemerkenswerte Unterschiede im Armgerüst und in den Spicula. In beiden Cirrenreihen fehlen die Spicula, die bei *L. affinis* vorhanden sind.

Maße: 14,0; 12,5; 8,0 (nach Friele).

Jan Mayen bis zur Nordwestküste von Island. Ostküste von Grönland 200—470 m.

3. *L. antarctica* Blochmann.

Blochmann, Zool. Anz. XXX, 1906, S. 692.

Kaiser-Wilhelm-Land, 385 m.

Digitized by Google

4. *L. Winteri* Blochmann.

Blochmann, Zool. Anz. XXX, 1906, S. 693.

Valdivia-Station 165, St. Paul im Indischen Ozean, 680 m.

5. *L. uva* Broderip.

Davidson, Chall. Rep. p. 39 pro parte.

Davidson, R. Br., p. 10 ebenso.

L. moseleyi Dav., Fischer und Oehlert, Bull. soc. hist. nat. Autun V, 1892, p. 264 f. Taf. VIII, Fig. 9—22.

L. uva Brod., D. P. Oehlert, Bull. Mus. hist. nat. Paris (1906), 1907, No. 7, p. 555.

Die beste Beschreibung dieser Art haben Fischer und Oehlert gegeben, die allerdings ihre Exemplare für *L. moseleyi* Davids. hielten. Der Vergleich der Abbildungen der Armgerüste schließt, abgesehen von anderm, eine solche Auffassung vollkommen aus.

In der äußeren Erscheinung ist charakteristisch, wenn auch nicht ganz ohne Ausnahme vorkommend, eine den Anwachsstreifen folgende rinnenförmige Einschnürung jederseits des Schnabels. Ebenso mehr oder weniger deutliche feine Längsstreifung, die sich bei jüngeren Exemplaren öfter über die ganze Oberfläche ausdehnt, sonst mehr auf die randlichen, besonders seitlichen Teile beschränkt ist. Gelegentlich aber fehlt die Streifung auch bei kleineren Exemplaren fast ganz.

Die Farbe ist rein weiß.

Besonders charakteristisch ist das Armgerüst (Fig. 25) durch die starke Divergenz der Schenkel und die dadurch bedingte große Länge der Querbrücke, die, in scharfen Spitzen mit den absteigenden Ästen sich verbindend, in ihrer ganzen Ausdehnung gleich breit und gleichmäßig ventralwärts gebogen ist.

Die Spicula sind auf die Körperwand und im Mantel auf die Region der Gonaden beschränkt, sonst fehlen sie.

Die Cirren beider Reihen sind frei von Spiculis; an der Basis der Cirren finden sich gelegentlich einzelne Spicula, besonders bei jüngeren Exemplaren.

Durch diese Besonderheiten ist *L. uva* sofort von allen bis jetzt bekannten recenten Arten sicher zu unterscheiden.

In der äußeren Form ist die Art stark veränderlich. Die von Fischer und Oehlert abgebildeten Exemplare illustrieren die normale Gestalt, wie ich sie auch bei vielen Exemplaren der Berliner und Stuttgarter Sammlung und von der schwedischen Südpolarexpedition gesehen habe.

Digitized by Google

Das Typenexemplar aus dem Golf von Tehuantepec, auf das Broderip die Art gründete, ist verkrüppelt (Abb. z. B. bei Davidson, R. Br. Taf. II, Fig. 4 u. 4*a* u. a. a. O.). Ebenso weicht das im Challenger Report Taf. II, Fig. 4 u. 4*a* abgebildete, von Buenos Aires stammende Exemplar etwas von der Norm ab.

Die Art wird recht groß. Die größten Exemplare 45; 30; 25 mm, hat Oehlert (1907) in Händen gehabt.

Davidson, R. Br. Taf. II, Fig. 6, 6*a*, 6*b*, bildet aus dem Golf von Techuantepec auch ein normales Exemplar ab. Die Art ist ferner bekannt von der chilenischen Küste. Weit verbreitet ist sie in der Magellanstraße, an der feuerländischen Küste, an der patagonischen Küste, bei Buenos Aires, bei den Falklands-Inseln. Von Südgeorgien hat sie die schwedische Südpolarexpedition mitgebracht; sie lebt in geringen Tiefen von 27 m (Plate im Cockburnkanal, Magellanstraße) bis 230 m (Fischer und Oehlert). Ferner wird die Art angegeben von Heard Island südöstlich der Kerguelen[1] (Davidson, Chall. Rep. p. 31). Ich habe die wenigen von diesem Fundort stammenden Bruchstücke gesehen. Es handelt sich um eine kleine Dorsal- und eine ebensolche Ventralklappe, die nicht zusammengehören. Das Armgerüst fehlt, und die Erhaltung der Schalen ist schlecht. An *L. uva* erinnert die bedeutende Divergenz der unvollkommen erhaltenen Crura. Es bleibt danach fraglich, ob es sich um *L. uva* handelt. Möglich ist es. Aber bevor man den Fundort als sicher betrachtet, muß doch noch weiteres Material von ihm vorliegen.

Hedley 1902 (Mem. Austral. Mus. IV, p. 289), gibt Coogee Bay und Botany Bay (beides in der Nähe von Sydney) als Fundorte an. Da weder eine Beschreibung noch eine Abbildung gegeben wird, so kann vorderhand auch diese Angabe nicht als gesichert gelten. In jener Gegend findet sich *L. fulva*, die von Davidson mit *L. uva* zusammengeworfen wurde.

Ferner besitzt das Berliner Museum unter Nr. 489 ein mittelgroßes trockenes Exemplar, das besonders deutlich gestreift ist, mit der Fundortsangabe »Tahiti«. Daß es sich um *L. uva* handelt, unterliegt in diesem Falle keinem Zweifel. Es ist aber über den Sammler, bzw. die Bezugsquelle des Stückes nichts gesagt. So muß auch für diesen Fundort eine Bestätigung erwünscht erscheinen.

Diese zuletzt angeführten Fundorte würden, falls sie bestätigt werden, das Gebiet der Art bedeutend erweitern, und hätten großes Interesse in geographischer Hinsicht.

[1] Nicht östlich der Magellanstraße, wie Oehlert (1907) schreibt.

Digitized by Google

Von den folgenden Arten sind die Spicula nicht bekannt. Ihre Einreihung an dieser Stelle ist also eine provisorische.

6. *L. davidsoni* A. Adams.

L. vitrea var. *davidsoni.* DAVIDSON, R. Brach. p. 9, Taf. I, Fig. 14—16.

Eine kleine Art im Habitus der *L. affinis.* DAVIDSON hat sie nicht ohne Bedenken für eine Varietät von *L. vitrea* erklärt.

DALL, 1873, Proceed. Acad. nat. sc. Philadelphia, p. 178, ebenso DALL und PILSBRY, ibid., 1891, p. 166, halten sie für eine selbständige Art. Ich schließe mich dieser Ansicht an, um so mehr als unter den zahlreichen japanischen Brachiopoden noch keine auch im Mittelmeer vorkommende Art bekannt geworden ist.

Satanomisaki, Japan, 100 m.

7. *L. clarkeana* Dall.

DALL, 1895, Proceed. N. S. Nat. Mus. XVII, p. 718—719, Taf. XXXI, Fig. 9, 10.

Diese Art ist von DALL auf ein einzelnes bei den Kokosinseln im Golf von Panama in 390 m erbeutetes Exemplar gegründet. Weder Armgerüst noch Spicula sind bekannt. Jedenfalls hat sie aber mit der in jener Gegend vorkommenden *L. uva* nichts zu tun, so daß es sich wohl um eine besondere Art handeln dürfte.

8. *L. fulva* Blochmann.

BLOCHMANN, 1906, Zool. Anz. XXX, S. 698.

Terebratula uva Brod. p. p. DAVIDSON, Chall. Rep. p. 31, Taf. II Fig. 3; 3*a*; 3*b*.

Liothyrina uva (Brod.) p. p. DAVIDSON, Rec. Brach. p. 10, Taf. II, Fig. 7.

Außenansicht Fig. 22*a* u. *b*.

Armgerüst Fig. 26.

Im Umriß schlank birnförmig, in der Mitte am breitesten. Schnabel kurz, mit wenig ausgesprochenen Kanten, ziemlich scharf dorsalwärts gekrümmt. Deltidialplatten zusammenstoßend. Seitenränder am Beginn mit schwacher, dorsalwärts gerichteter Ausbuchtung, sonst gerade. Ventralschale etwas tiefer als die dorsale; beide gleichmäßig gewölbt. Farbe leicht ockergelb bis schmutzig blaß orangegelb (an der leer gefundenen trockenen Schale).

Das Armgerüst (Fig. 26) ist vollkommen verschieden von dem der *L. uva.* Es hat eine recht breite Querbrücke, die nur ganz unbedeutend

ventralwärts gebogen ist. Das Armgerüst hat seine größte Breite gleich vor den Cruralfortsätzen und verschmälert sich nach vorn zu ein wenig. Die großen und charakteristischen Unterschiede treten am besten durch Vergleich von Fig. 26 mit Fig. 25 hervor. Die Abbildung, welche Davidson (Chall. Rep. Taf. II, Fig. 3*b*) von dem Armgerüst des einzigen Exemplares gibt, ist recht ungenau, was jedenfalls daher kommt, daß er die Schalen nicht auseinander genommen hat und darum das Armgerüst nur in sehr schiefer Ansicht sehen konnte. Die Abbildung, welche sich bei Davidson, Rec. Br. Taf. II, Fig. 7 findet, ist eine (besonders in der Beleuchtung) etwas veränderte Kopie der Abbildung aus dem Chall. Rep.

Auffallend ist auch der Unterschied in der Porenzahl beider Formen. Diese ist für *L. fulva* 120—130; für *L. uva* 216—250.

Die Art ist bis jetzt nur durch den Challenger aus der Twoofold Bay, Südostaustralien, 210 m, bekannt geworden.

9. *L. moseleyi* Davidson.

Davidson, Chall. Rep. p. 30, Taf. II, Fig. 12—14.

Davidson, Rec. Br. p. 11, Taf. II, Fig. 1—4.

Nicht Fischer und Oehlert 1892, Bull. soc. hist. nat. Autun V, p. 264 ff.

Westlich von den Kerguelen, 700 m, Felsgrund, 5 Exemplare. Ich habe ein Originalexemplar (leere Schale) untersuchen können. Dies war mir besonders wertvoll zum Vergleich mit der von mir nach dem Valdiviamaterial beschriebenen *L. winteri*. Ich konnte mich überzeugen, daß *L. winteri* verschieden ist von *L. moseleyi*. Dies ist auch die Ansicht von E. A. Smith, dem ich die Exemplare von *L. winteri* geschickt hatte.

Dall, 1886, Bull. Mus. comp. zool. Harvard Coll. XII, p. 199 gibt Martinique als Fundort für *L. moseleyi* an, ohne das Exemplar genauer zu beschreiben oder abzubilden. Obwohl Davidson das Exemplar bestimmt hat, so glaube ich doch mit ziemlicher Sicherheit annehmen zu müssen, daß Davidson sich in diesem Fall, wie auch sonst gelegentlich, geirrt hat.

II. Gruppe: Arten ohne Cirrensockel (vgl. Textfig. 2, S. 603).

10. *L. vitrea* (Born).

Literatur siehe Davidson, Rec. Brach. p. 6—9, Taf. I, Fig. 1—12.

Fischer und Oehlert, 1891, S. 51—58, Taf. III, Fig. 7*a*—*h*.

Sehr gute Außenansichten bei DAVIDSON, FISCHER und OEHLERT.

Spicula: Fig. 9, 10. Textfig. 2.

Armgerüst: Fig. 28.

Diese altbekannte Art kann als Typus der Gruppe ohne Cirrensockel angesehen werden.

Von einer Beschreibung der allgemeinen Verhältnisse kann hier Abstand genommen werden. Vgl. dazu DAVIDSON oder FISCHER und OEHLERT l. c. Abgesehen von den Armen sind die Spicula fast ganz auf die Körperwand beschränkt. Von da aus gehen sie einige Millimeter weit auf die Stämme der Mantelsinus über. In den übrigen Teilen des Mantels fehlen sie.

Diese Art ist im Mittelmeer weit verbreitet. Einzelne Fundorte siehe bei J. V. CARUS, Prodromus fauna mediterraneae. Vol. II, 1889—1893. p. 54. Für das östliche Mittelmeer: STEINDACHNER, Sitzber. k. Akad. Wien, Math.-naturw. Kl. I. Abt., 1891, S. 435—447.

(Verschiedene Stellen zwischen Kreta und dem Peloponnes.)

Außerhalb des Mittelmeeres ist die Art gefunden bei den Kapverden, an der afrikanischen Küste nördlich von Kap Bojador, bei den Azoren, an der Westküste der iberischen Halbinsel, im Golf von Biscaya und neuerdings (JOUBIN, 1907, Bull. Inst. océanogr. No. 103, p. 3, 4) bei Brest und endlich zwischen der Doggerbank und der Ostküste von England.

Das Tiefenvorkommen variiert von 10—2700 m.

Fossil im Pliocän von Calabrien und Sizilien.

11. *L. sphenoidea* Philippi.

Die ältere Literatur bei DAVIDSON, Rec. Brach. p. 12—14 p. p. Taf. II, Fig. 17, 17*a*—*c*, 18.

FISCHER und OEHLERT, 1891, S. 58—71.

Außenansichten: Fig. 19*a*—*c*.

Spicula: Fig. 11.

Armgerüst: Fig. 23*a*, *b*.

Im Umriß mehr oder weniger dreiseitig; Stirnrand wenig gebogen bis fast gerade, mit mehr oder weniger abgerundeten Ecken in die Seitenränder übergehend. Größte Breite vor der Mitte, manchmal nahe dem Vorderende. Commissur fast eben, oder die Seitencommissur gebogen, wobei die am meisten ventralwärts ausgebuchtete Stelle etwa in der Mitte oder nicht weit dahinter liegt.

Ventralschale etwas tiefer als die dorsale. Dorsalschale von rechts nach links gleichmäßig gewölbt. Die Ventralschale entweder auch

ziemlich gleichmäßig gewölbt oder die flacheren Seitenteile von dem stärker gerundeten mittleren Teil in nicht scharfer Weise abgesetzt.

Schnabel mit gerundeten Kanten, mäßig entwickelt, Loch klein. Deltidialplatten zusammenstoßend.

Oberfläche glatt, mit zarten, aber deutlichen Anwachsstreifen. Manchmal Spuren von verwischten Radiärstreifen. Dorsalschale mit ansehnlichem Schloßfortsatz. Für das Armgerüst ist charakteristisch, daß Crura und absteigende Äste fast parallel laufen, nach vorn konvergieren. Querbrücke mäßig breit, in der Mitte mehr oder weniger scharf ventralwärts geknickt. Entfernung vom Hinterrand der Brücke bis zur Spitze der Cruralfortsätze größer als die Breite der Brücke.

Farbe milchweiß durchscheinend.

Die Spicula ähneln denen von *L. vitrea*, sind aber durchweg kräftiger und stärker bedornt. Die größeren Spicula in der etwas ausgedehnteren Mittelplatte mit mehreren Löchern. In der Körperwand liegen sie viel dichter gedrängt als bei *vitrea*. Die zierlich verästelten Mantelsinus sind in ihrer ganzen Ausdehnung von Spiculis bedeckt und werden dadurch am getrockneten Tier in ausgezeichneter Weise deutlich gemacht (Fischer und Oehlert, 1891).

Größe: Länge 24 mm, Breite 19 mm, Dicke 14 mm (nach Fischer und Oehlert, 1891.)

Für das von Davidson abgebildete Exemplar (Taf. II, Fig. 17) ergibt sich: 31, 24, 17.

Fossile Exemplare sind zum Teil noch größer.

Im Mittelmeer. (Einzelne Fundorte bei Carus, Prodromus) II, p. 55.

Außerhalb des Mittelmeeres: vom Golf von Biscaya längs der Nord- und Westküste der iberischen Halbinsel und der afrikanischen Küste bis Kap Bojador. Bei den Formigasinseln, den Azoren bei den Kanaren. 400—2000 m, an Steinen, Korallen, auf Muschelschalen.

Fossil: Pliocän von Sizilien und Calabrien.

12. *L. cubensis* Pourtalès.

Pourtalès, 1867, Bull. Mus. comp. Zool. Harvard Coll. I, p. 109.
Dall, 1871, ibid. III, p. 3—9 und später
Davidson, 1881, Chall. Rep. p. 28, 29.
L. sphenoidea Phil. p. p. Davidson, Rec. Brach. p. 12—14, Taf. II, Fig. 19, 19*a*, 19*b*.
Außenansichten: Fig. 21*a*—*c*.
Spicula: Fig. 13.
Armgerüst: Fig. 24, *a*, *b*, *c*, *d*.

Im Umriß dreiseitig. Größte Breite nahe dem Vorderrande. Die Seitenränder mit kurz gerundeten Ecken in den fast geraden oder wenig gekrümmten Vorderrand übergehend, von da aus nach dem Schnabel zu konvergierend oder erst eine kurze Strecke parallel und dann konvergierend.

Seitencommissur stark dorsalwärts geschwungen, Stirncommissur fast gerade.

Dicke im Verhältnis zur Länge groß, daher die Schale aufgeblasen aussehend. Ventralschale fast doppelt so tief als die dorsale. Die letztere von rechts nach links gleichmäßig flach gewölbt. Bei der Ventralschale geht der flach gewölbte mittlere Teil jederseits durch eine meist deutlich ausgeprägte, gerundete Kante in die ganz flach gewölbten oder fast ebenen oder sogar etwas eingezogenen Seitenflächen über.

Schnabel kurz, mit gerundeten Seiten, schief abgestutzt. Loch groß, Deltidialplatten zusammenstoßend, durch den Nabel der Dorsalschale fast verdeckt. Anwachsstreifen fein, deutlich. Oft Spuren von Längsstreifen (Dall, 1871, S. 5; auch bei meinen Exemplaren wahrnehmbar).

Crura zu ansehnlichen dreieckigen Platten entwickelt. Die einander zugekehrten Ränder stark ventralwärts gebogen. Cruralfortsätze in oder vor der Mitte der Gesamtlänge des Armgerüstes. Absteigende Äste wegen der von vorn nach hinten sehr ausgedehnten Querbrücke kaum ausgebildet. Durch diese Verhältnisse wird die Entfernung zwischen den Spitzen der Cruralfortsätze und dem Hinterrand der Querbrücke kleiner, als die zwischen dem Schloßfortsatz und den Spitzen der Cruralfortsätze. In der Regel ist das Armgerüst nach vorn zu verbreitert (Fig. 24*a* u. *d*), seltener etwas verschmälert (Fig. 24*c*). Dieser Punkt erinnert besonders an die Verhältnisse von *L. sphenoidea*, doch bleiben die übrigen Unterschiede bestehen (vgl. Fig. 23*a* u. 24*c*).

Auch die Stellung des ganzen Armgerüstes zur Dorsalschale ist bei *L. cubensis* eine andre als bei *L. sphenoidea* (vgl. Fig. 23*b* und 24*b*).

Die bedeutendsten Unterschiede gegenüber *L. sphenoidea* zeigen die Spicula (Fig. 13). Diese sind in der Körperwand auffallend fein fadenförmig, kaum bedornt. Auch in der Dorsalwand zeigen sie nur sehr selten in der Mitte eine schwach plattenartige Ausbildung, in der gelegentlich auch einmal eine Durchbrechung sich finden kann.

Bei mehreren untersuchten Exemplaren war der Mantel auch über den Sinus vollkommen frei von Spiculis.

Auch die Spicula der Arme sind viel zarter als bei *sphenoidea*.

Digitized by Google

Die Anordnung der Sinus im dorsalen Mantel hat DAVIDSON, R. Br. Taf. II, Fig. 22 nach einem aus den Sammlungen von POURTALÈS stammenden Exemplar von Florida abgebildet. Sie stimmt vollkommen überein mit der für *L. sphenoidea* festgestellten Anordnung (vgl. FISCHER und OEHLERT, 1891, Taf. III, Fig. 8*e*). Bei einander nahestehenden Arten ist eine solche Übereinstimmung nicht selten vorhanden. Nun ist es aber nach meinen ausgedehnten Erfahrungen an einem Alkoholexemplar, solange der Mantel mit der Schale verbunden ist, vollkommen unmöglich, die Sinus in der Vollständigkeit zu erkennen, wie es die angeführte Abbildung zeigt. Dasselbe gilt vom trockenen Material erst recht, wenn nicht in der Wand der Sinus Spicula liegen, im übrigen Mantel aber fehlen. Durch eine solche Verteilung der Spicula heben sich, worauf FISCHER und OEHLERT (1891) zuerst bei *L. sphenoidea* aufmerksam machten, die Mantelsinus bis in die feineren Verzweigungen klar ab.

So muß ich aus der erwähnten Abbildung DAVIDSONS schließen, daß bei dem von ihm geprüften Exemplar von *L. cubensis* gerade so wie dies für *L. sphenoidea* bekannt ist, die Spicula die Sinus in ihrer ganzen Ausdehnung begleiten. Diese Ansicht wird gestützt durch die Befunde bei der von Ascension stammenden Form, wovon unten die Rede sein wird.

Bei den von mir untersuchten Exemplaren von *L. cubensis* (zwei in Alkohol, eins trocken) fanden sich weder auf den Sinus noch sonst irgendwo im Mantel Spicula. DALL (1871, S. 6) dagegen gibt an, daß er im Mantel solche gesehen habe und sagt dann weiter: »They are much more numerous in some individuals than in others . . . .«.

Danach würde man also für *L. cubensis*, was Vorkommen und Verbreitung der Spicula anlangt, eine ziemlich große Variabilität annehmen müssen[1].

Es kann also jedenfalls darin, daß unter Umständen die Spicula über den Sinus bei *L. cubensis* fehlen, kein unterscheidendes Merkmal von *L. cubensis* gegenüber *L. sphenoidea* mehr gefunden werden. Die große Verschiedenheit in der Gestalt der Spicula scheidet beide Formen nach wie vor. Man wird sie darum auch, soweit die Erfahrung bis jetzt reicht, auseinander halten müssen, wenn auch engere Beziehungen unzweifelhaft bestehen.

Auch für die in meiner vorläufigen Mitteilung (1906) von mir angenommene Abgrenzung der von der Challengerexpedition bei Ascension

[1] Wie früher gesagt, habe ich das in den Fällen wo ich von einer Art eine große Zahl von Exemplaren untersuchen konnte in diesem Maße nicht gefunden.

Digitized by Google

erbeuteten Form gegenüber *L. cubensis* ist das eben Gesagte von Bedeutung. DAVIDSON hatte die erwähnten Exemplare im Chall. Rep. für *L. cubensis* erklärt. Damit stimmen sie auch in der äußeren Form überein (vgl. Fig. 20*a*—*c*). Ich habe bei der Nachuntersuchung des einen der beiden Exemplare gefunden, daß die Spicula (Fig. 12) der Form nach im allgemeinen mit denen von *L. cubensis* übereinstimmen, aber etwas stärker sind und dichter liegen. Da bei diesen Exemplaren die Mantelsinus in der Wand dicht gelagerte Spicula tragen und darum leicht in ganzer Ausdehnung am trockenen Exemplar übersehen werden können (vgl. DAVIDSON, Chall. Rep. Taf. II, Fig. 10*a*), während sie bei allen von mir untersuchten amerikanischen Exemplaren hier fehlten, so glaubte ich darin einen Grund zur Unterscheidung finden zu sollen, um so mehr, als es sich um Exemplare von ganz verschiedenen Fundorten handelt.

Nach dem hier Auseinandergesetzten kann mit dem zurzeit vorhandenen Material diese Unterscheidung nicht aufrecht erhalten werden. Eine eingehendere Untersuchung einer größeren Anzahl von Exemplaren aus beiden Gegenden wäre erwünscht und würde vielleicht auch gewisse Verschiedenheiten ergeben.

Vorderhand stelle ich aber die Form von Ascension zu *L. cubensis* Pourt.[1].

Wie die Abbildungen Fig. 20*a*—*c* zeigen, handelt es sich um ein etwas asymmetrisches Exemplar, mit auffallend stark hervortretenden Anwachsstreifen. Die Schalenränder sind etwas einwärts gebogen, was jedenfalls nicht ganz normal ist.

Maße: Länge 26,0; Breite 22,0; Dicke 17,0.

Für das größte von mir untersuchte amerikanische Exemplar von *L. cubensis* betragen die Maße: Länge 31, Breite 26, Dicke 20 mm.

Verbreitung: Von der Südspitze von Florida und den Floridariffen durch das Gebiet der großen und kleinen Antillen bis zu den Testigosinseln (an der Küste von Venezuela)[2], 150—730 m, Sand- und Steingrund. (Einzelne Fundorte bei DALL, 1886, Bull. Mus. comp. Zool. Harvard Coll. XII, p. 199.) Bei Ascension.

13. *L. bartletti* Dall.

DALL, 1886, Bull. Mus. comp. Zool. Harvard Coll. XII, p. 200—201, Taf. VI, Fig. 4*a*—*c*.

DAVIDSON, Rec. Br. p. 14, Taf. I, Fig. 20, 20*a*, *b*, 21.

[1] Nebenbei sei bemerkt, daß der von mir vorgeschlagene Name *intermedia* hinfällig ist, weil er schon von SOWERBY für eine fossile Art vergeben wurde.

[2] DAUTZENBERG, 1900, Mem. soc. Zool. France XIII S. 265.

Digitized by Google

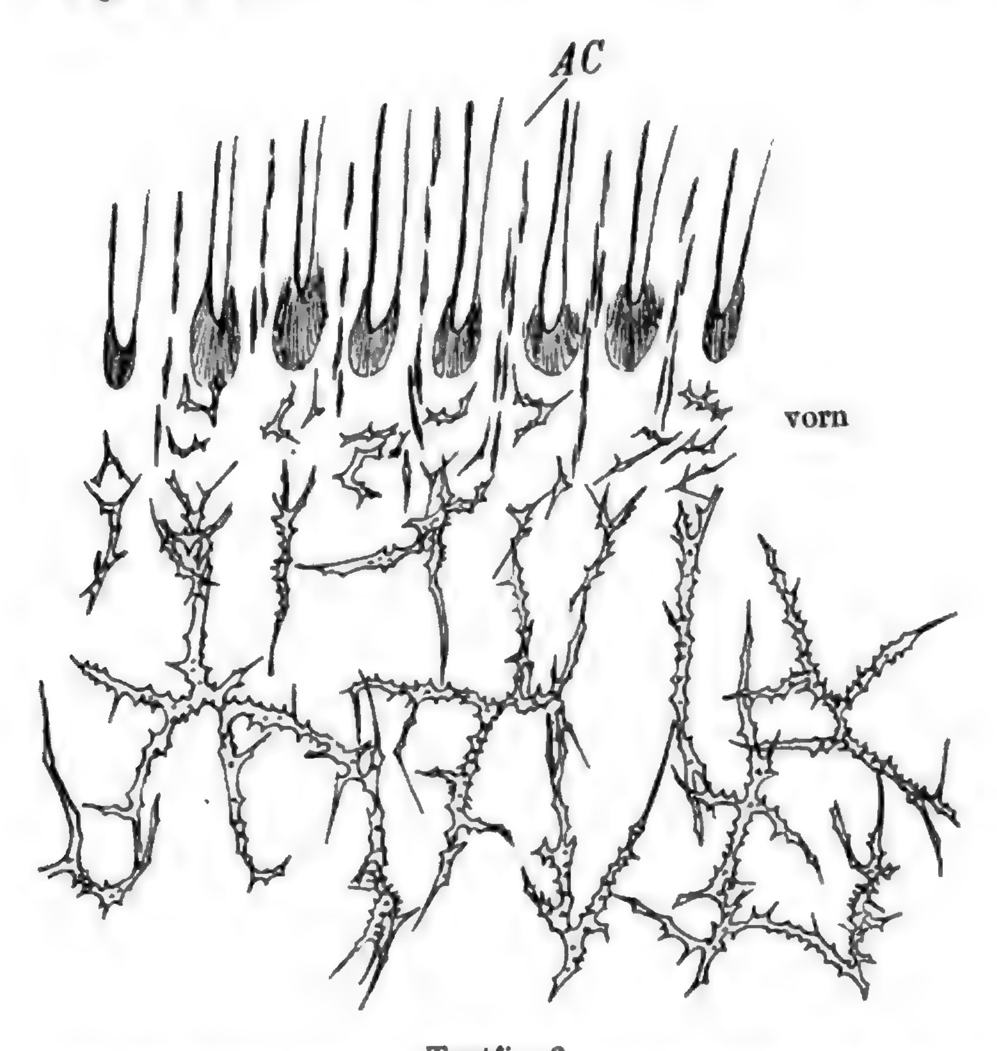
Der Beschreibung der äußeren Verhältnisse dieser schönen Art habe ich nichts hinzuzufügen. Sie ergeben sich auch aus den angeführten guten Abbildungen. Fig. 14 gibt eine gute Vorstellung von den auffallend großen und kräftigen Spiculis. Fig. 27 zeigt das charakteristische Armgerüst.

In der Antillenregion, 130—270 m. (Einzelne Fundorte bei Dall, l. c.)

14. *L. stearnsi* Dall und Pilsbry.

Dall und Pilsbry, Proceed. Acad. nat. sc. Philadelphia (1891) 1892, p. 165.

Dall, 1895, Proceed. U. St. Nat. Mus. XVII, p. 719, Taf. XXX, Fig. 8, 9, 11.



Textfig. 6.
L. stearnsi. Spicula von der Mitte der Dorsalseite des linken Armes. 45/1.

Diese größte unter den lebenden Liothyrinen ist bis jetzt nur von der Ostküste von Japan bekannt geworden. Dall und Pilsbry geben als Fundort die Provinz Kii an. Doflein erhielt ein Exemplar aus dem Kii-Kanal. In der Berliner Sammlung befindet sich ein solches

Digitized by Google

mit der Fundortsangabe »Japan«. Vom äußeren Aussehen geben die Abbildungen DALLS ein sehr gutes Bild. Das Armgerüst zeigt Fig. 29.

Die Spicula sind groß, stark verästelt und sehr reich bedornt. In der Körperwand sind sie dicht gelagert und erstrecken sich, kleiner und einfacher werdend, über die ganze Ausdehnung des Mantelsinus. In den Cirren der inneren Reihe fehlen Spicula.

Maße: Länge 49, Breite 33, Durchmesser 28 mm.

Das DOFLEINsche Exemplar aus 180 m, an einem kleinen Stein.

15. *L. cernica* Crosse.

Diese Art ist auf ein einziges Exemplar gegründet, das im Magen eines bei Mauritius gefangenen Fisches gefunden wurde. Im allgemeinen Habitus ist sie *L. vitrea* ähnlich. Ehe nicht Spicula und Armgerüst bekannt sind, läßt sich nichts weiter über eine etwaige Verwandtschaft mit *vitrea* sagen.

Auch STUDER, Forschungsreise S. M. S. Gazelle 1874—1876, III, S. 181, erwähnt von Mauritius eine *Liothyrina* (*Terebratula*). Es wurden nur Fragmente gefunden. Mit der Angabe: »Dorsalschale einer großen Art« steht in Widerspruch, daß als Länge vom Schloß- bis Stirnrand 4 mm angegeben wird. Im übrigen verweise ich auf DAVIDSON, R. Brach. p. 16 und Taf. I, Fig. 19.

Im Anschluß erwähne ich noch:

Terebratula wyvillei Davidson.

DAVIDSON, Chall. Rep. p. 27, Taf. II, Fig. 7—9. Rec. Brach. p. 15, Taf. II, Fig. 8—14.

Diese eigentümliche Tiefseeform, die DAVIDSON auch zu den Liothyrinen stellt, hat die allergrößte Ähnlichkeit mit den fossilen sog. Nucleaten und muß jedenfalls so lange, als nicht eingehendere Untersuchung etwas andres erweist, auch zu diesen gestellt werden[1].

Alle bis jetzt bekannten Fundorte (siehe die Karte), mit Ausnahme eines einzigen bei den Falklandsinseln, gehören dem Pacific an und liegen in Tiefen von 1850—5280 m.

In tiergeographischer Hinsicht schienen die Brachiopoden bis jetzt bedeutungslos zu sein. Die Zusammenstellungen über ihre Verbreitung, die vorhanden sind (DAVIDSON im Challenger Report; OEHLERT in FISCHER, Manuel 1887; HALL und CLARKE), konnten keine brauchbaren Ergebnisse bringen, weil sie zum guten Teil auf ungenügenden syste-

[1] Vgl. dazu FISCHER u. OEHLERT 1891. S. 57 Anm.

matischen Grundlagen ruhten. So ergab sich für manche Formen eine Verbreitung, die ganz unverständlich erscheinen mußte. Keiner der genannten Autoren hat versucht, eine Erklärung für die durch Beobachtung festgestellten Tatsachen zu geben.

So ist es begreiflich, wenn die Bedeutung der ganzen Gruppe für tiergeographische Spekulationen nicht allzu hoch eingeschätzt wurde (vgl. z. B. PFEFFER 1900).

Das verhält sich jedoch, wie ich an den Liothyrinen und andern Beispielen zeigen will, ganz anders. Nirgends findet sich regellose Verbreitung. Überall läßt sich ein vernünftiger Zusammenhang erkennen.

Die Fähigkeit zur Verbreitung ist für die erwachsenen Brachiopoden — oder besser gesagt, für die Brachiopoden nach der Metamorphose — gleich Null. Denn wenn für die *Lingula*-Arten auch die Möglichkeit der Platzveränderung besteht, so ist sie doch so unbedeutend, daß sie praktisch vernachlässigt werden kann. Alle andern Brachiopoden sind von dem Augenblick an, in dem die Larve sich festsetzt, an den Platz gebannt.

Allerdings könnte man für gewisse Testicardinen an die Möglichkeit der Verschleppung durch Fische denken. Denn sie sind wiederholt im Magen von Fischen gefunden worden, und es darf wohl als sicher gelten, daß manche, z. B. *Terebratulina septentrionalis* u. a., nicht gerade selten verschluckt werden.

Das wird wohl seinen Grund darin haben, daß die hell weißlich-gelben Tiere an und für sich schon auffallen, noch mehr aber, wenn sie, durch die Annäherung eines Fisches beunruhigt, mit einem plötzlichen Ruck die Schalen schließen und eine energische Drehung um den Stiel ausführen, wie man das bei im Aquarium gehaltenen Tieren regelmäßig bei jeder Störung beobachten kann.

Aber selbst, wenn wir annehmen, daß die verschluckten Tiere einige Zeit im Magen des Fisches aushalten können und dann wieder in lebensfähigem Zustande ausgespien werden, so wird doch diese Art des Transportes für die Verbreitung kaum in Betracht kommen können. Denn wenn auf diese Weise eine Art irgendwo mit Erfolg angesiedelt werden soll, so müssen verschiedene günstige Umstände zusammentreffen: Die Tiere müssen annähernd geschlechtsreif sein, es müssen Weibchen und Männchen zusammen an derselben Stelle ausgespien werden, die Tiere müssen nahe zusammen liegen und müssen ihre Geschlechtsprodukte genau gleichzeitig ausstoßen. Sollten aber tatsächlich einmal alle diese Umstände zusammentreffen, so würden doch Verschleppungen nur auf recht kurze Strecken möglich sein. Denn daß

Digitized by Google

die Tiere einen längeren Aufenthalt im Fischmagen lebend überstehen können, ist ausgeschlossen.

Die einzige Möglichkeit zur Verbreitung beruht also auf den frei schwimmenden Larven.

Diese verhalten sich nun verschieden einerseits bei *Lingula* und *Discina*, anderseits bei den Testicardinen[1].

Lingula und *Discina* haben pelagische Larven, die mit Mund und funktionierendem Darm ausgerüstet und darum auch imstande sind, sich selbständig zu ernähren und so relativ lange als Larve zu leben. So können sie durch Strömungen weiter verschleppt werden.

Daß von den *Discina*- und *Lingula*-Arten nur eine — *D. atlantica* — kosmopolitisch ist und in allen Ozeanen an verschiedenen, weit auseinander gelegenen Stellen beobachtet wurde, erklärt sich einerseits aus dem pelagischen Leben der Larve, anderseits daraus, daß die Art eine ausgesprochene Tiefseeform ist. So findet sie, in die Tiefe sinkend, man könnte fast sagen überall die zusagenden Verhältnisse. Daß die andern *Discina*-Arten und alle *Lingula*-Arten diese universelle Verbreitung nicht zeigen, obwohl auch sie pelagische Larven haben, kommt daher, daß sie alle ganz seichtes Wasser bewohnen und zum größten Teil ausgesprochene Warmwassertiere sind.

Daß die Larven aller *Discina*-Arten längere Zeit pelagisch leben, halte ich noch nicht für ausgemacht. *Disciniscα lamellosa* kommt oft in großen Klumpen vor. Von *Discinisca laevis* habe ich mehrfach alte Exemplare gesehen, auf deren Schalen einige Dutzend gleich große junge Tiere saßen. Daraus darf man vielleicht schließen, daß die Larven nicht weit weg schwammen, sondern nach kurzem Schwärmen in der Nähe der Muttertiere alsbald auch auf diesen oder in deren nächster Umgebung sich festsetzten.

Während nun, wie gesagt, die Larven von *Discina* und *Lingula* häufig pelagisch gefunden werden, ist bis jetzt, meines Wissens, noch nie eine Testicardinenlarve im Auftrieb beobachtet worden, und ich kann nach meinen Erfahrungen an der norwegischen Küste sagen, daß sie jedenfalls niemals in das Plancton der höheren Schichten kommen. Ich habe mich während der Fortpflanzungszeit der dort gemeinen Testicardinenarten an Plätzen, wo mir das Schleppnetz mehrfach in einem Zuge über 100 erwachsene Exemplare lieferte, ganz vergeblich bemüht, mit Hilfe des feinen Netzes an der Oberfläche oder in der Tiefe auch nur ein einziges Exemplar der Larven zu erbeuten. In meinen Zuchtgefäßen hatte ich sie gleichzeitig zu Hunderten.

[1] Von *Crania* ist in dieser Hinsicht nichts Genaueres bekannt.

Daraus muß man schließen, daß die Testicardinenlarven in der Nähe des Grundes bleiben, wo sie sich dann meist in nicht allzu großer Entfernung von dem Muttertier festsetzen werden.

Das muß besonders für die Bewohner des tieferen Wassers gelten, weil mit zunehmender Wassertiefe die ausbreitende Wirkung der Strömungen mehr und mehr wegfällt. Der aktiven Fortbewegung der Larven kann keine große Bedeutung beigelegt werden.

Weiter wird die Ausbreitung beschränkt durch die kurze Dauer des Larvenzustandes, was wieder eine Folge der Organisation der Larven ist. Die Testicardinenlarven entbehren alle, soweit sie bekannt sind, der Mundöffnung und des funktionierenden Darmes. Für *Terebratulina septentrionalis* und *caput serpentis* habe ich durch Züchtung im Aquarium die Dauer des Larvenzustandes festgestellt. Meist erfolgt die Festheftung nach 10—12 Tagen. Länger als 14 Tage blieben die Larven nie im beweglichen Zustande.

Nimmt man das Gesagte zusammen, so sieht man leicht, daß die Brachiopoden, speziell die Testicardinen, nur ein höchst beschränktes Ausbreitungsvermögen haben. Ferner ist vollkommen klar, daß eine Verbreitung über die Hochsee, von einer Küste eines Ozeans zur andern unmöglich ist. Rechnungsgemäße Angaben in dieser Hinsicht folgen weiter unten. Aber auch der Weg durch die Tiefsee ist für die allermeisten Arten ungangbar. Nur einige wenige bestimmte Arten sind in Tiefen von 2000 m und mehr gefunden worden.

Erschwerend für eine allgemeine Verbreitung in der Tiefsee muß auch der Umstand sein, daß die meisten Arten ein festes Substrat verlangen. Abgesehen von den Sand und Schlamm bewohnenden *Lingula*-Arten, gibt es nur zwei Formen, die an das Leben auf losem Substrat, speziell Globigerinenschlamm, angepaßt sind, *Chlidonophora incerta* (Dav.) und die von mir nach dem Valdiviamaterial beschriebene *Chl. chuni*[1]. Alle andern Formen verlangen ein festes Substrat, das in der Tiefsee nur da und dort einmal zu finden ist.

So wird also die Ausbreitung der Brachiopoden in der Regel nur längs der Kontinentalküsten oder im Verlauf von Inselketten, deren einzelne Glieder durch mäßig große Entfernungen und nicht zu tiefes Wasser voneinander getrennt sind, erfolgen können.

Tatsächlich zeigt die Karte, auf welcher HALL und CLARKE die Verbreitung der recenten Brachiopoden darstellen, die Küsten dicht besetzt, im übrigen aber als Bewohner der küstenfernen Tiefen nur:

[1] Siehe Abbildung bei C. CHUN, Aus den Tiefen des Weltmeeres. I. Aufl. S. 404, 405.

Digitized by Google

Discinisca atlantica und *Liothyrina wyvillei*. Spätere Funde haben das Gesamtbild nicht verändert.

Nach diesen allgemeinen Bemerkungen will ich nun zeigen, wie sich die Verbreitung der recenten Brachiopoden im einzelnen gestaltet und wie die tatsächlichen Befunde sich erklären lassen. Ich muß mich dabei auf einige charakteristische Beispiele beschränken. Eine ausführliche Darstellung würde vielfach eine eingehende Kritik der Systematik erfordern, was nur an der Hand von zahlreichen Abbildungen mit Erfolg durchgeführt werden kann. Das soll in Bälde an andrer Stelle geschehen.

Ich habe oben schon für die Liothyrinen gezeigt, wie schwankend bisher die Ansichten über die Abgrenzung der Arten waren.

Daß sich auf einer derartigen systematischen Grundlage kein brauchbares Bild von der Verbreitung erzielen ließ, ist einleuchtend. Ähnlich liegt es auch in andern Fällen. Nur durch falsche Bestimmung erklären sich Angaben, wie z. B. daß *Terebratulina septentrionalis* außer im Nordatlantik auch am Kap und bei den Prinz-Edwards-Inseln vorkomme, daß *Terebratulina crossei* am Kap Horn und *Terebratulina caput serpentis* in Japan sich finde und dergleichen mehr.

Ich habe solche von vornherein nicht gerade wahrscheinliche Angaben, so weit ich bis jetzt das Material erhalten konnte, nachgeprüft und werde an andrer Stelle darüber ausführlich berichten.

Das Ergebnis dieser zum Teil recht mühevollen Untersuchungen war, daß, von seltenen Ausnahmen abgesehen, das Verbreitungsgebiet einer jeden Art kontinuierlich ist, wie dies ja nach dem, was oben über die Fähigkeiten der Brachiopoden zur Ausbreitung gesagt wurde, zu erwarten war.

Die Ausnahmen, d. h. die Fälle mit diskontinuierlicher Verbreitung, zerfallen in zwei Gruppen: Die eine umfaßt die specifischen Tiefseeformen, die andre einige Arten, die der Mittelmeerregion und der Antillenregion gemeinsam sind, beziehungsweise in der mittelatlantischen Region und im indischen Ozean gefunden werden. Auf diese wird noch ausführlich zurückzukommen sein.

Sie sind in Wirklichkeit keine Ausnahmen, sondern bestätigen die Regel, sobald man nicht die heute bestehenden Verhältnisse, sondern die jüngste geologische Vergangenheit in Betracht zieht.

Die Verbreitung der bis heute bekannten *Liothyrina*-Arten zeigt die Karte (Taf. XL).

Die Tiefseeform *Terebratula wyvillei* ist an weit auseinander liegenden Orten durch den Challenger nachgewiesen worden. Immerhin

Digitized by Google

gehören die Fundorte alle dem pacifischen Gebiete an, mit Ausnahme des einen bei den Falklandsinseln. Man darf die Form darum wohl als eine pacifische bezeichnen, die aber im Begriff ist, in den Atlantik, von Süden her kommend, sich auszubreiten. Dasselbe sehen wir auch für andre, dem seichteren Wasser angehörige Formen, wie *Terebratella dorsata*, *Liothyrina uva* an derselben Stelle.

Für alle andern *Liothyrina*-Arten, die eben nicht specifische Tiefseeformen sind, zeigt die Karte, daß sie längs der Kontinentalküsten und an Inseln verbreitet sind. Sehr klar tritt hervor, daß für jede Art das Verbreitungsgebiet ein kontinuierliches ist.

Die beiden, nach Vorhandensein oder Fehlen der Cirrensockel unterschiedenen Gruppen der Liothyrinen zeigen auch in ihrer Verbreitung Besonderheiten.

Die Formen mit Cirrensockel finden sich in der ganzen Welt, aber jede Art hat ihr Gebiet für sich. In der arktischen Region wohnt *L. arctica*, in der Mittelmeerregion verbreitet ist *L. affinis*, in der Antillenregion findet sich eine entsprechende, noch nicht genauer bekannte Form (vgl. dazu S. 613). Auf der andern Seite des Isthmus, im Pacific wohnt *L. clarkeana* Dall; eine andre Art kennen wir von der Agulhasbank (siehe S. 613) und aus den japanischen Gewässern *L. davidsoni*.

Antarktisch bzw. subantarktisch sind: *L. fulva*, *moseleyi*, *winteri*, *antarctica*, *uva*.

Von diesen sind bis jetzt *L. fulva*, *moseleyi*[1] und *winteri* jedesmal an einem Platze gefunden worden. Ob sie weiter verbreitet sind, muß die Zukunft zeigen. *L. antarctica* ist zwar bis jetzt auch nur von einem Platze — Kaiser-Wilhelm-Land — bekannt. Da dies aber ein einzelner Punkt einer weit ausgedehnten Küste ist, so wird sich für diese Art eine weitere Verbreitung längs dieser Küste ergeben, wie dies für *Magellania joubini* aus derselben Region jetzt schon sicher steht. Diese ist von Kaiser-Wilhelm-Land, Süd-Victorialand und auf 80° W (Belgica), also von drei weit auseinander liegenden Punkten des angenommenen antarktischen Kontinents bekannt. Sie hat also wohl sicher circumpolare Verbreitung.

Die durch die besondere Ausbildung des Armgerüstes von den bis jetzt erwähnten Arten deutlich geschiedene *L. uva* ist durch ihre Verbreitung besonders interessant. Diese erstreckt sich über ein recht ausgedehntes Gebiet. Von den Küsten des antarktischen Kontinents dehnt sich ihr Wohngebiet an der Westküste von Südamerika bis in

---

[1] Angeblich auch aus der Antillenregion.

Digitized by Google

den Golf von Tehuantepec, d. h. über 80 Breitengrade aus. Längs dieser ganzen Küste bis in die Nähe des Äquators fließt kaltes Wasser. Von da bis zum Golf von Tehuantepec findet sich an der Küste warmes Wasser.

Auf der Ostseite von Südamerika ist die Art bis zum La Plata nachgewiesen, also wieder im Gebiet des kalten Falklandstromes.

Das aus dem Golf von Tehuantepec stammende Typenexemplar ist verkrüppelt. Es ist durch DAVIDSON von dort auch ein normales Exemplar abgebildet (siehe S. 614). Sollten verkrüppelte Exemplare dort häufiger sein, so könnte das vielleicht aus den veränderten Temperaturverhältnissen erklärt werden. Auch ein vom Challenger bei Buenos Aires am Ende des Verbreitungsgebietes an der Ostküste gefangenes Exemplar weicht von der Norm durch etwas asymmetrische Beschaffenheit u. a. ab. Zahlreiche Exemplare von den gewöhnlichen Fundorten an der Südspitze Amerikas, die ich gesehen habe, zeigten keine Unregelmäßigkeiten.

Möglicherweise wird sich für *L. uva* eine weite (ev. circumpolare) Verbreitung an den antarktischen Küsten ergeben.

Über mögliche, aber noch der Bestätigung bedürftige Fundorte von *L. uva* an der Südostküste von Australien, bei Tahiti und bei Heard Island siehe S. 615 u. 616.

Überblicken wir die Verbreitungsverhältnisse der Arten mit Cirrensockeln, so ergibt sich für *L. uva* ein ungeheures Wohngebiet, aber sie wohnt bis an die Grenzen des Gebietes unter denselben Bedingungen, im kalten Wasser, und das Wohngebiet ist zusammenhängend[1].

Die von verschiedenen Fundorten dieses großen Gebietes bekannt gewordenen Exemplare weichen nicht so weit voneinander ab, daß man auch nur Varietäten feststellen könnte.

Wo aber die Existenzbedingungen, speziell Temperaturverhältnisse, von Strecke zu Strecke wechseln, sehen wir, den einzelnen Lebensbezirken entsprechend, besondere Arten auftreten. Es läßt sich wohl die Annahme verfechten, daß alle die kleinen Arten, wie *arctica*, *affinis*, *clarkeana*, *antarctica*, *davidsoni*, *winteri* (vielleicht auch *moseleyi*) als Lokalformen einer sich weiter und weiter ausbreitenden Art entstanden sind, immer entsprechend den neuen Gebieten, die allmählich besetzt werden.

Die Wohngebiete der einzelnen Arten sind in sich zusammenhän-

---

[1] Dabei bleiben vorderhand die noch der Bestätigung bedürfenden Fundorte bei den Kerguelen und bei Australien außer Betracht. Sind sie richtig, so würden sich darin vielleicht Beziehungen zu dem antarktischen Kontinent aussprechen.

Digitized by Google

gende Bezirke, und im allgemeinen greift eine Art nicht in das Gebiet der andern über.

Besonders mag noch betont werden, daß es unter den lebenden Brachiopoden keine bipolaren Arten gibt.

Bemerkenswerte Verhältnisse zeigt die Verbreitung der zweiten Gruppe der Liothyrinen, welche die Formen ohne Cirrensockel umfaßt. Von diesen sind jedenfalls die beiden Arten: *L. sphenoidea* u. *cubensis* nahe miteinander verwandt. Die erstere ist ostatlantisch vom Golf von Biscaya bis Kap Bojador bei den Azoren und Kanaren.

Im Mittelmeer ist sie auch beobachtet, aber nicht häufig. Fossil dagegen kommt sie im Pliocän von Sizilien und Calabrien massenhaft vor. Daß sie im Mittelmeer heute selten ist, mag, wie Fischer und Oehlert annehmen, mit der nach dem Abschluß des Mittelmeeres eingetretenen Veränderungen (Erhöhung) der Temperatur in den tieferen Regionen zusammenhängen.

L. cubensis gehört der Antillenregion an und sitzt in einer räumlich weit davon getrennten Kolonie bei Ascension mitten im Atlantischen Ozean. In genau derselben Weise findet sich bei Ascension auch die sonst im Antillengebiet weit verbreitete *Terebratulina cailleti*.

Da haben wir also einen Fall von ausgesprochen diskontinuierlicher Verbreitung.

Dazu kommt weiter noch, daß die westatlantische *L. cubensis* der ostatlantischen *L. sphenoidea* so nahe steht, daß man wohl auch die Ansicht verteidigen kann, es handle sich nur um die verschiedenen Wohngebieten entsprechenden Varietäten einer ursprünglichen Art.

Diese Art der Betrachtung läßt sich dadurch stützen, daß tatsächlich einzelne Brachiopodenarten der Antillenregion und dem entsprechenden ostatlantischen Gebiet gemeinsam sind. Als solche sind bis jetzt bekannt: *Dyscolia wyvillei*, *Thecidium mediterraneum*, *Platidia anomioides*, *Eucalathis ergastica*[1].

Ähnliche Verhältnisse — das Vorkommen ein und derselben Art oder vicariierender Arten in der Antillenregion und an der Westküste Afrikas — sind auch aus andern Abteilungen schon längst bekannt.

---

[1] Für diese Arten war es mir noch nicht möglich ost- und westatlantische Exemplare zu vergleichen. Ich bin also in diesem Falle auf die Angaben in der Literatur angewiesen. Die Formen sind aber so charakteristisch, daß die Richtigkeit der Angaben kaum bezweifelt werden kann. Sollte es sich schließlich auch herausstellen, daß es sich nicht um dieselbe Art, sondern um einander sehr nahestehende Formen handelt, so würde das an den folgenden Ausführungen nichts ändern. Näheres über diese Formen findet sich bei Davidson, Rec. Brach., dann besonders bei Fischer und Oehlert (1891).

Eine Erklärung für dieses Verhalten ist auf dreierlei Art möglich:

1) Der Zusammenhang wird hergestellt durch kontinuierliche Verbreitung durch die Tiefsee.

2) Es werden freischwimmende Larven von einer Küste zur andern durch Strömungen verschleppt.

3) Man nimmt an, daß zwischen Afrika und Südamerika in früherer Zeit eine Landverbindung bestand, längs deren Küste die Ausbreitung erfolgte.

Eine Prüfung dieser verschiedenen Möglichkeiten an der Hand dessen, was oben über Lebensweise und Entwicklungsgeschichte der Brachiopoden, speziell der Testicardinen, gesagt wurde, ergibt, daß die unter 1) und 2) aufgeführten Möglichkeiten wegfallen. Die hier in Frage stehenden Brachiopoden sind nie an küstenfernen Plätzen in der Tiefsee gefunden worden. Auch da, wo sie vorkommen, gehen sie nicht über 2000 m[1] hinab, während sowohl zwischen Afrika und Ascension, als auch zwischen dieser Insel und Südamerika Tiefen von über 4000 m sich finden.

Was die Verschleppung durch Strömungen anlangt, so ist zunächst nochmals zu betonen, daß Testicardinenlarven bis jetzt noch nie im Plancton beobachtet wurden, und ferner, daß sie sich voraussichtlich nicht sehr weit vom Grunde entfernen. In Tiefen von 1000 m spielen Strömungen als Transportmittel keine Rolle mehr.

Aber auch wenn wir annehmen, die Larven kämen nach oben in das lebhaft strömende Wasser, läßt sich leicht zeigen, daß eine Besiedelung von Ascension weder von der afrikanischen noch von der amerikanischen Küste aus unter den zurzeit bestehenden Verhältnissen möglich ist.

Die letztere Möglichkeit fällt schon wegen des nach Westen gerichteten Verlaufes der Strömung weg. Bleibt also noch der Transport von der westafrikanischen Küste aus übrig. Nun ist *L. sphenoidea* bis zu Kap Bojador nachgewiesen. Von hier aus ist ein Transport der Larven direkt nach Ascension unmöglich, weil der Weg quer durch den Guineastrom und den Südäquatorialstrom hindurchführt. Eine Verbreitung der *L. sphenoidea* an der westafrikanischen Küste weiter nach Süden in den Busen von Guinea etwa bis zur Kongomündung ist nicht bekannt, aber möglich, wenn vielleicht auch nicht gerade wahrscheinlich. Chun (Aus den Tiefen des Weltmeeres) berichtet aus dieser Gegend von aus-

[1] In der Regel überschreitet *L. sphenoidea* 1200 m nicht, und *L. cubensis* ist bis jetzt nur zwischen etwa 150 und 800 m gefunden.

Digitized by Google

gedehnten tierarmen Strecken, die von zähem Schlamm, der den afrikanischen Flüssen seinen Ursprung verdankt, bedeckt sind, also von Verhältnissen, die für die Ansiedelung von Brachiopoden so ungünstig wie möglich sind.

Nehmen wir aber an, *L. sphenoidea* käme bis in diese Gegend vor, so erscheint trotzdem die Besiedelung von Ascension mit Hilfe der Larven von hier aus unmöglich. Die Entfernung von der Kongomündung bis Ascension beträgt rund 2900 km. Als durchschnittliche Geschwindigkeit des Südäquatorialstromes kann man für den Tag etwa 46 km und als ausnahmsweise vorkommende Höchstgeschwindigkeit 93 km ansetzen. Es würde sich also danach für die Larve auf der angegebenen Strecke eine Transportzeit von 62 bzw. 31 Tagen ergeben, vorausgesetzt, daß alles ganz glatt geht. Wir haben aber keinen Grund anzunehmen, daß die Larven von *L. sphenoidea* länger im Larvenzustand bleiben als die der oben genannten Arten, für welche die Dauer des Larvenlebens durch Beobachtung auf höchstens 14 Tage festgestellt ist.

Die andre von Ascension durch den Challenger bekannt gewordene Brachiopodenart, *Terebratulina cailleti*, ist von der Ostseite des Atlantik noch nicht bekannt geworden, während sie in der Antillenregion verbreitet ist. Ein Transport von hier nach Ascension ist unmöglich.

Wir müssen also nach dem, was wir über die biologischen und entwicklungsgeschichtlichen Verhältnisse der Brachiopoden wissen, sagen, daß unter den heute bestehenden Verhältnissen eine Besiedelung von Ascension mit Brachiopoden von den Kontinentalküsten aus unmöglich ist.

Daß aber tatsächlich an dieser isolierten Insel mitten im Atlantischen Ozean Testicardinen vorkommen, welche die engsten Beziehungen zu den an den kontinentalen Küsten sich findenden Formen bieten, läßt sich nur durch die Annahme erklären, daß die beiden Kontinente einmal durch eine Landbrücke oder durch eine Reihe von einander nahe liegenden und durch nicht zu tiefes Wasser voneinander getrennten Inseln verbunden waren.

Ich habe nicht die Absicht, die schon oft erörterte Frage einer Landverbindung zwischen Afrika und Südamerika hier wieder eingehend zu besprechen. Das ist um so weniger nötig, als gerade v. Ihering (1907) seine alten Gründe für eine solche Verbindung wieder zusammenfassend vorgetragen hat und außerdem ein Buch von Arldt über dieselbe Frage in Aussicht steht.

Ich bemerke dazu nur folgendes: Abgesehen von andern tiergeographischen Gründen, hat man gerade auch zur Erklärung des

Digitized by Google

Vorkommens von identischen oder nahe verwandten Tieren aus verschiedenen Abteilungen an den Küsten der centralamerikanischen und der westafrikanischen Region eine solche Landverbindung postuliert. Andre Forscher wollen diese Verhältnisse durch Verschleppung der Larven über den Ozean erklären. Es ist zweifellos, daß z. B. Echinodermenlarven, wenn auch sehr vereinzelt, mitten im Atlantik gefunden werden (vgl. z. B. MORTENSEN 1898). Hier handelt es sich aber um Larven, die sich selbständig ernähren und darum eine lange Trift durchmachen können. Nun hat GARDINER (1904) nachgewiesen, daß die Larven von *Echinus* und *Strongylocentrotus* 32 bzw. 34 Tage bis zur Metamorphose nötig haben. Diese Zeit würde zu einem Transport von einer Küste zur andern nicht reichen. Aber AGASSIZ (1904), der wie MORTENSEN das Vorkommen derselben Echinodermenarten an beiden Küsten des Atlantik durch Verschleppung erklären will, macht die in dieser Hinsicht wichtige Angabe, daß auch ganz junge Seeigel noch planctonisch gefunden werden. Nach diesen positiven Angaben läßt sich die Möglichkeit eines Transportes auf große Entfernungen für die Echiniden nicht direkt in Abrede stellen[1].

Für die Larven von testicardinen Brachiopoden ist aber eine solche Verschleppung der Larven über den Ozean direkt auszuschließen. Und solange nicht Testicardinenlarven mitten in den Äquatorialströmen oder zerstreute Kolonien der für uns hier in Betracht kommenden Arten auf dem Grunde der zwischen Afrika, Ascension und Südamerika liegenden Meeresgebiete nachgewiesen sind, muß ich daran festhalten, daß wir in dem Vorkommen derselben Brachiopodenart bzw. von vicariierenden Formen an den alt- und neuweltlichen Küsten des Atlantik und den isoliert dazwischen liegenden Inseln einen Beweis für eine vor noch nicht allzu ferner Zeit verschwundene Landbrücke zwischen beiden Kontinenten erblicken müssen.

Längs der Küste dieser Landverbindung war eine *Liothyrina*-Art ausgebreitet, die unter differenten Lebensbedingungen dann in die jetzt vorhandenen Formen sich spaltete.

Es wird vielleicht möglich sein, durch Untersuchung fossilen Materials in dieser Hinsicht manches aufzuklären. Ich habe diese Aufgabe in Angriff genommen. Die Beschaffung des Materials ist nicht ganz

[1] Im übrigen möchte ich weder für die Echinodermen noch für andre Küstentiere annehmen, daß für die Erklärung ihrer heutigen Verbreitung die Verschleppung der Larven durch Strömungen über den offenen Ozean eine nennenswerte Rolle spielt. Ich stimme vollkommen dem zu, was v. IHERING (1907, S. 309 f. speziell S. 315) darüber sagt.

Digitized by Google

leicht. Die Untersuchung selbst ist mühsam und zeitraubend, da das Armgerüst meist auf Serienschliffen geprüft werden muß. Darum werde ich erst bei einer späteren Gelegenheit auf diese Dinge zurückkommen können. Jedenfalls habe ich jetzt schon die Überzeugung bekommen, daß in vielen Fällen eine genaue Revision der fossilen Arten nötig sein wird, ehe man sie zu tiergeographischen Schlüssen verwendet, und daß in manchen Fällen die Entscheidung, ob selbständige Art oder nicht, schwer oder auch unmöglich sein wird.

Ich habe die Frage, ob durch Meeresströmungen ein Transport der Larven auf weite Strecken möglich ist, speziell für die Brachiopoden und ohne Berücksichtigung andrer Gruppen so eingehend erörtert, weil wir für diese die Dauer des freischwimmenden Zustandes genau kennen, was unbedingt nötig ist, wenn die Diskussion auf fester Grundlage ruhen soll.

In den allermeisten Fällen wissen wir über die Dauer der Larvenzeit nichts sicheres. Es wäre für die zoologischen Stationen eine außerordentlich dankenswerte und nicht einmal besonders mühevolle Aufgabe, für eine größere Zahl von grundbewohnenden Arten aus verschiedenen Abteilungen exakt festzustellen, wie lange das planctonische Leben der Larven währt. Für manche tiergeographische Fragen würde so eine sichere Grundlage geschaffen werden.

Noch auf einen andern Punkt möchte ich hier hinweisen. Das oben Gesagte zeigt, wie ich glaube, daß es für die Frage der Landverbindung zwischen Afrika und Amerika wichtig wäre, die an den Grund gebundene Fauna in der Umgebung der kleinen isoliert im Ozean liegenden Felseneilande, speziell auch die Brachiopoden, möglichst genau zu kennen.

Außer den zwei schon besprochenen, einander nahestehenden großen *Liothyrina*-Arten sind noch zwei andre Arten zu erwähnen, die altbekannte *L. vitrea* aus dem Mittelmeer und von den angrenzenden atlantischen Küsten und *L. bartletti* aus der Antillenregion.

Ob zwischen diesen und den schon behandelten Formen irgendwelche engeren Beziehungen bestehen, kann ich vorderhand noch nicht sagen. Jedenfalls ergibt sich aber eine vollkommene Parallele zwischen den ost- und westatlantischen Liothyrinen, die am besten aus der folgenden Gegenüberstellung hervorgeht:

	westatlantische	ostatlantische
ohne Cirrensockel:	*cubensis*	*sphenoidea*
	bartletti	*vitrea*
mit Cirrensockel:	*affinis* oder verwandte Art von Culebra Island.	*affinis*

Digitized by Google

Die bisher behandelten Arten ohne Cirrensockel gehören alle dem Gebiete des sogenannten centralen Mittelmeeres, das durch lange geologische Zeiträume bestand, an.

Zu derselben Gruppe gehört noch eine andre sehr ansehnliche Art, *L. stearnsi* aus der japanischen Region. Auch diese ist wieder mit einer kleinen Art, *L. davidsoni*, vergesellschaftet, die man, wie schon bemerkt, nach dem allgemeinen Habitus wohl zu den mit Cirrensockeln versehenen Formen rechnen darf. Die Spicula der *L. stearnsi* weichen, wie die Abbildung Textfig. 6 zeigt, im Habitus von denen der andern Formen der Gruppe etwas ab. Ob diese Art Beziehungen zu den atlantischen besitzt, muß vorderhand noch fraglich bleiben. Sie kann ebensogut auch durchaus selbständig entstanden sein[1].

Wie nun die westatlantische Fauna enge Beziehungen zur ostatlantischen aufweist, so bestehen weiterhin solche zwischen diesen beiden Faunen einerseits und der Tierwelt des Indischen Ozeans anderseits. Im speziellen zeigt sich das wieder sehr schön bei den Brachiopoden. Das schon früher bekannte Material wurde durch die Funde der Valdivia in bedeutsamer Weise vermehrt.

Döderlein (1906, S. 273) zählt eine Anzahl beiden Faunengebieten gemeinsame Seeigel auf und führt andre an, die zwar als verschiedene Arten gelten, nach seiner Ansicht aber so nahe miteinander verwandt sind, daß sie vielleicht besser nur als Varietäten einer und derselben Art betrachtet werden sollten.

Doflein (1904) weist auf die vielfachen merkwürdigen Beziehungen hin, welche die Brachyuren beider Gebiete erkennen lassen, wie dies schon vorher Alcock für die Paguriden getan hatte. Es wird von Doflein ausdrücklich betont, daß einzelne an der ostafrikanischen Küste vorkommende Arten mit atlantischen vollkommen identisch sind. Andre indische sind zwar specifisch oder auch nur subspecifisch von den atlantischen verschieden, gehören aber zu Gattungen, die außerhalb des Atlantik bisher noch nicht bekannt sind. Die zahlreichen, sehr interessanten Einzelheiten möge man im Original nachsehen, wo auch die Übersicht erleichternde Kartenskizzen sich finden.

Es könnten noch zahlreiche andre Angaben angeführt werden, doch genügt es für unsern Zweck, auf diese jüngsten Mitteilungen hingewiesen zu haben.

[1] *L. cernica*, deren Spicula unbekannt sind, gehört dem Habitus nach zu den Liothyrinen ohne Cirrensockel. Soweit es sich aus den Abbildungen erschließen läßt, ist sie nicht sehr von *L. vitrea* verschieden. Darauf gerade wird noch zurückzukommen sein.

Digitized by Google

Die Brachiopoden lassen dieselben Beziehungen zwischen Atlantik und Indik klar und deutlich erkennen. Zum Teil ist ein und dieselbe Art beiden Gebieten gemeinsam, zum Teil sind Arten der indischen Region auf das allernächste mit atlantischen verwandt.

Eine höchst charakteristische Form, die sowohl in der Antillenregion als auch an der Ostseite des Atlantik vom Golf von Biscaya bis zu den Kapverden (Valdivia) sich findet, ist *Dyscolia wywillei* (Dav.)[1]. Nun hat ALCOCK (1894) von den Malediven einen Brachiopoden beschrieben und abgebildet, den er *Terebratula Johannis Davisi* nannte. Diese Form hält JOUBIN (1907, 1) für *Dyscolia wywillei*, und zwar durchaus mit Recht. Ich war nach der Abbildung, die ALCOCK gibt, zu derselben Ansicht gekommen und kann diese nach Untersuchung des einzigen für unsre Frage so wichtigen Originalexemplares, das mir durch die Liebenswürdigkeit der Herren ALCOCK in London und ANNANDALE in Kalkutta zur Verfügung stand, bestätigen. Soweit es sich nach der allein erhaltenen Schale beurteilen läßt, bestehen keine Unterschiede von Bedeutung zwischen dem indischen Exemplar und den atlantischen. Das indische Exemplar ist größer, als die bisher im Atlantik gefundenen, die Oberfläche ist weniger deutlich gestreift, als es bei den letzteren in der Regel der Fall ist. Der bei den atlantischen häufig sehr deutliche charakteristische Zickzackverlauf der Streifen ist nur an einzelnen Stellen deutlich zu erkennen. Das Armgerüst zeigt keine Verschiedenheiten. Von den Kalkkörperchen war leider nichts mehr erhalten (es wurde nur die leere Schale gefunden).

FISCHER und OEHLERT (1891) haben schon die aus dem Tertiär von Sizilien beschriebene *Terebratula guiscardiana* Seg. zu *Dyscolia* gezogen. Ich habe auch diese Form untersucht und stimme mit FISCHER und OEHLERT vollkommen überein. Das Armgerüst bietet gegen die recenten Formen keine Unterschiede. Die fossile Form zeigt die eigentümliche Einwärtsbiegung des Schalenrandes und die charakteristische Zickzackstreifung wie die recenten Exemplare, mit denen sie auch im Gesamthabitus übereinstimmt. Die fossilen Exemplare sind allerdings durchweg kleiner als die lebenden. Vielleicht würden die Spicula Verschiedenheiten bieten. Jedenfalls aber gehören recente und fossile Formen zu derselben Gattung und stehen einander recht nahe. So bildet also die fossile *Dyscolia guiscardiana*, wie man sie jetzt nennen muß, in vortrefflicher Weise ein Bindeglied zwischen den indischen und atlantischen Vorkommnissen.

[1] Ausführliches über diese interessante Form bei FISCHER und OEHLERT 1891.

Digitized by Google

Weiter fand die Valdivia bei den Malediven die von mir (1906) beschriebene *Chlidonophora chuni*, welche ganz nahe verwandt mit der mittelatlantischen *Ch. incerta* Dav. ist.

Beide sind in besonderer Weise an das Leben auf Globigerinenschlamm angepaßt. Es ist auffallend genug, daß noch von keinem andern Fundort eine andre, diesen beiden auch nur entfernt ähnliche Art bekannt geworden ist.

Endlich fand die Valdivia bei Nias die oben schon erwähnte *Terebratulina valdiviae*. Diese steht der im Mittelmeer verbreiteten *Terebratulina*[1] recht nahe, jedenfalls näher als irgend einer andern bekannten Art.

Aus derselben Gegend des Indischen Ozeans hat JOUBIN (1907, 1) vor kurzem die interessante *Kingena alcocki* beschrieben, die, wenn auch nicht zu recenten, so doch zu fossilen Vorkommnissen in Europa Beziehungen bietet.

Für diese engen, zwischen Indischem und Atlantischen Ozean bestehenden faunistischen Beziehungen gibt es meiner Ansicht nach nur eine Erklärung, nämlich die aus paläontologisch-geologischen Gründen angenommene, bis in die Tertiärzeit bestehende offene Meeresverbindung zwischen den beiden jetzt getrennten (durch den Suezkanal allerdings wieder in Verbindung gebrachten) Meeresgebiete.

DOFLEIN (1904) weist, wie erwähnt, für die Brachyuren sehr bemerkenswerte Zusammenhänge zwischen atlantischer und indischer Fauna nach. Er möchte diese Beziehungen zum Teil wenigstens dadurch erklären, daß es sich um in bestimmten Temperaturzonen kosmopolitische Formen handle. Das mag ja vielleicht für einzelne Arten zutreffen, für andre gewiß aber auch nicht. So sind z. B. die verschiedenen Varietäten von *Cymonomus granulatus* im Mittelmeer, an der westafrikanischen und europäischen Küste, in der Antillenregion in verschiedenen Varietäten verbreitet. Nun hat die Valdivia an der Ostküste von Afrika eine neue Varietät: var. *valdiviae* gefunden, die der Mittelmeerform besonders nahe steht. Die Tiere sind blind, haben sehr große Eier, woraus DOFLEIN gewiß mit Recht schließt, daß ihre Ausbreitungsfähigkeit eine sehr geringe ist. Ich glaube, wir sind durchaus berechtigt, solche Fälle durch Annahme einer einmal vorhanden

[1] Man bezeichnet die Mittelmeer-*Terebratulina* gewöhnlich als *T. caput serpentis*. Sie ist aber von der typischen nordatlantischen Form, wie ich an andrer Stelle zeigen will, deutlich verschieden und kann wohl — wie dies auch schon geschah — als besondere Art, muß aber zum mindesten als gute Varietät betrachtet werden.

Digitized by Google

gewesenen offenen Meeresverbindung zu erklären. Für die Brachiopoden scheint mir jede andre Erklärung zu versagen. Bei Tieren, die so wenig wirksame Verbreitungsmittel haben wie die Brachiopoden, wäre es doch höchst merkwürdig, wenn in einem beschränkten Teile des Indischen Ozeans gerade drei verschiedene Arten sich zusammenfinden würden, von denen die eine mit einer mittelatlantischen identisch ist, die andern mit Mittelmeer- oder mittelatlantischen Arten aufs engste verwandt sind, während sonst auf der ganzen Erde keine ihnen irgendwie näher stehende recente Form bekannt wurde.

Besonders mag noch betont werden, daß nicht der geringste Anhaltspunkt dafür vorliegt, daß die Übereinstimmung der indischen und mittelatlantischen Brachiopoden dadurch zustande kommt, daß sie längs der afrikanischen Küste, um das Kap herum, verbreitet sind. Keine der in Betracht kommenden Formen ist an einer andern als den angegebenen Stellen gefunden worden. An der Südspitze von Afrika sind von verschiedenen Expeditionen immer genau dieselben Brachiopoden gefunden worden, die aber mit den in Rede stehenden nicht das geringste zu tun haben.

Die hier genauer besprochenen Verhältnisse und manches andre in der geographischen Verbreitung der recenten Brachiopoden zeigen nach meiner Ansicht mit voller Bestimmtheit, daß für die Erklärung der Verbreitung der Gruppe in der Jetztzeit die Geschichte der Kontinente und Ozeane eine recht große Rolle spielt.

Doflein (1906) glaubt, daß für die Verbreitung mariner Tiere dieser Faktor von untergeordneter Bedeutung sei, und daß jedes marine Tier in der Gegenwart sich so weit verbreiten könne, als seine specifischen Lebensgewohnheiten (Abhängigkeit vom Substrat usw.) und seine Anpassungsfähigkeit an Temperaturverhältnisse des Meerwassers es erlaubten. Würde das für die Brachiopoden zutreffen, so müßten fast alle Arten Kosmopoliten sein. Denn die meisten Brachiopoden sind Bewohner des tieferen Wassers, viele haben eine bedeutende vertikale Verbreitung, und manche sind in nicht unbeträchtlichem Grade eurytherm, so daß sie wohl durch Wechsel in der Tiefe an fast allen Küsten ihnen zusagende Temperaturverhältnisse finden könnten. Die sonstigen Lebensbedingungen dürften überall da, wo es sich nicht um reinen Sand- oder Schlammgrund und brackisches Wasser handelt, erfüllt sein. Trotzdem sind die Arten, von den mehrfach erwähnten Ausnahmen abgesehen, nicht Kosmopoliten, sondern haben ein oft beschränktes, manchmal sehr kleines Verbreitungsgebiet. Wenn wir dann weiter so eigentümliche Beziehungen sehen, wie die für die indischen und atlan-

Digitized by Google

tischen Brachiopoden angegebenen, so versagt hier jede Erklärung, die ausschließlich auf biologische und physikalische Verhältnisse basiert ist, während die historische Betrachtung ohne Zwang die beobachteten Verbreitungsverhältnisse erklärt. Und was für die Brachiopoden gilt, wird auch für andre Gruppen gelten. Das schließt natürlich nicht aus, daß die von DOFLEIN gegebene Erklärung in wieder andern Fällen zutrifft.

Tübingen, im Januar 1908.

Verzeichnis der zitierten Literatur.

A. AGASSIZ, The panamic Deep Sea Echini. Mem. Mus. comp. Zoöl. Harvard College. Vol. XXXI. 1904.

A. ALCOCK, »A new Brachiopode«. Journal Asiatic Society of Bengal. Vol. LXIII. pt. II. 1894. p. 139—140.

M. ALCOCK, Paguridae. In: The Fauna and Geography of the Maledive and Laccadive Archipelagos ed. by J. ST. GARDINER. Vol. II and Suppl. and II. Cambridge. 1903—1906. p. 827—835.

J. F. VAN BEMMELEN, Over den Bouw der Schelpen van Brachiopoden en Chitonen. Diss. Leyden 1882.

— Untersuchungen über den anat. und histol. Bau der Brachiopoda Testicardinia. Jenaische Zeitschr. f. Naturw. XVI (N. F. IX). 1883. S. 88—161.

F. BLOCHMANN, Neue Brachiopoden der Valdivia- und Gaußexpedition. Zool. Anzeiger. Bd. XXX. 1906. S. 690—702.

T. CALCARA, Cenno sui Molluschi viventi e fossili della Sicilia. Palermo 1845.

W. H. DALL, Report on the Brachiopoda usw. Bullet. Mus. comp. Zoöl. Harvard College Cambridge. Vol. III. 1871. p. 1—42.

TH. DAVIDSON, Report on the Brachiopoda in Rep. on the scientif. Results of the voyage of H. M. S. Challenger. Zoology. Vol. I. 1880.

— A Monograph of Recent Brachiopoda. Transact. Linnean Soc. London (2) 4. Zoology. 1886—1888.

E. [EUDES-]DESLONGCHAMPS, Recherches sur l'organisation du manteau chez les Brachiopodes articulés etc. Mém. Soc. Linn. de Normandie. T. XIV. (1863—1864, 1865 [33 p]). Vorl. Mitt. l'Institut. XXVIII. 1860. p. 421.

L. DÖDERLEIN, Echinoideen. In Wissensch. Ergebnisse d. Deutschen Tiefsee-Expedition (Valdivia). Bd. III. 1906.

F. DOFLEIN, Brachyura. In Wissensch. Ergebnisse d. Deutschen Tiefsee-Expedition (Valdivia). Bd. VI. 1904.

— Fauna und Ozeanographie der japanischen Küste. Verh. d. Deutsch. Zool. Ges. 1906. S. 62—72.

P. FISCHER et D. P. OEHLERT, Sur la répartition stratigraphique des Brachiopodes etc. Comptes rendues Paris. Vol. CXI. 1890. p. 247—249.

— — Brachiopodes in Expéditions scientif. du Travailleur et du Talisman. Paris 1891.

Digitized by Google

P. Fischer et D. P. Oehlert, Mission scientif. du Cap Horn 1882—1883. Brachiopodes. Bullet. Soc. d'hist. nat. d'Autun. 1892. p. 254—334.

H. Friele, Jan Mayen Mollusca etc. Nyt. Magaz. for Naturvidenskaberne. Vol. XXIV. 1879. p. 221—226.

— Mollusca II in Den Norske Nordhavs Expedition. 1876—1878. III. Bd. 1886.

J. St. Gardiner, Notes and observations on the Distribution of the Larvae of Marine Animals. Ann. and mag. nat. hist. (7) XIV. 1904. p. 403—410.

R. Hägg, Mollusca and Brachiopoda ges. v. d. Schwedischen zoologischen Polarexpedition nach Spitzbergen usw. im Jahre 1900. Arkiv f. Zoologi (Upsala und Stockholm). Bd. II. 1905. S. 31—66 (ersch. 1904).

J. Hall and J. M. Clarke, An Introduction to the study of the Brachiopoda.

— Report of the State Geologist for 1891 and 1893. Auch separat 1894 u. 1895.

C. Hedley, Brachiopoda and Pelecypoda in Scientif. Results of the trawling Expedition of H. M. S. »Thetis« off the Coast of New South Wales 1898. Mem. Austral. Mus. IV. 1902. p. 287—324.

G. Jeffreys, On the Mollusca procured during the 'Lightning' and 'Porcupine' Expeditions 1868—1870. Part I. Proceed. Zool. Soc. London 1878. p. 393—416.

L. Joubin, Note sur un Brachiopode nouveau de l'Océan Indien. Kingena Alcocki. Bull. Mus. d'hist. nat. Paris (1906) 1907. p. 529—532.

— Note s. l. Brachiopodes récueillis au cours des dernières croisières du Prince Monaco. Bullet. Inst. Océanogr. Monaco. 1907.

Th. Mortensen, Die Echinodermenlarven der Planktonexpedition. Erg. d. Plankton-Exped. Bd. II. 1898.

D. P. Oehlert, Brachiopoden in P. Fischer, Manuel de Conchyliologie. Paris 1887.

G. Pfeffer, Die niedere Tierwelt des antarktischen Ufergebietes. Ergebnisse d. Deutschen Polarexpeditionen. Allg. Teil Bd. II. S. 455—572. Berlin 1890.

R. A. Philippi, Enumeratio molluscorum Siciliae. Halis Saxon. 1844.

Pourtalès, Contributions to the Fauna of the Gulf Stream at great depths. Bull. Mus. Comp. Zoöl. Harvard Coll. Cambridge. Vol. I. 1867. p. 109.

H. J. Posselt, Grönlands Brachiopoder og Blödyr. Meddelelser om Grönland XXIII. Kopenhagen 1898. Auch separat.

E. A. Smith, Gastropoda, Amphineura und Lamellibranchiata. Brachiopoda in Natur. hist. of the National Antarctic Expedition (Discovery) 1901—1904 Vol. II. Zoölogy. London 1907.

E. Suess, Über die Wohnsitze der Brachiopoden. Sitzungsber. Akad. Wien. math. natw. Kl. XXXVII. 1859. p. 185 ff. Auch separat Wien 1859.

Erklärung der Abbildungen.

Die Abbildungen der SpiculaFig. 1—14 nach photographischen Aufnahmen 45 : 1 (Zeiss Microplanar 35 mm).

Tafel XXXVI.

Fig. 1—3. *Terebratulina caput serpentis* L. von der norwegischen Küste. Spicula der ventralen Körperwand, bzw. der angrenzenden Teile des Mantels.

Digitized by Google

Die drei Abbildungen sind aus einer Serie von 20 Exemplaren ausgewählt und zeigen die größten in dieser Reihe beobachteten Verschiedenheiten.

Fig. 1. Ventrale Körperwand rechts.

Fig. 2. Ventrale Körperwand rechts.

Fig. 3. Ventraler Mantel hinter der Mitte, links.

Fig. 4. Dieselbe Art, junges Exemplar von 10 mm. Ventraler Mantel rechts; hintere Hälfte.

Fig. 5. *Terebratulina valdiviae* n. sp. Linke Seite der ventralen Körperwand.

Fig. 6. Dies., rechte Seite der dorsalen Körperwand.

Fig. 7. *Terebratulina septentrionalis* Couth. Rechte Seite des ventralen Mantels am Übergang zur Körperwand.

Fig. 8. *Liothyrina affinis* Calc. Sardinien. Dorsale Körperwand, rechts.

Fig. 9. *Liothyrina vitrea* Born, Neapel. Dorsale Körperwand, rechts.

Tafel XXXVII.

Fig. 10. *Liothyrina vitrea* Born, Neapel. Ventrale Wand rechts.

Fig. 11. *Liothyrina sphenoidea* Phil. Material des Travailleur u. Talisman, Joubin ddt. Ventrale Körperwand, links.

Fig. 12. *Liothyrina cubensis* Pourt. Ascension. Das von Davidson Challenger Report Taf. II, Fig. 11 abgebildete Exemplar. Ventrale Körperwand, links.

Fig. 13. *Liothyrina cubensis* Pourt. Floridastraße, Dall ddt. Ventrale Körperwand, links.

Fig. 14. *Liothyrina bartletti* Dall, Martinique, Dall ddt. Ventraler Mantel, Übergang zur Körperwand.

Fig. 15—18. Schalenmosaik, Mitte der Ventralschale vor den Muskelursprüngen nach Photographien 175/1.

Fig. 15. *Liothyrina vitrea* Born, Neapel.

Fig. 16. *Rhynchonella cornea* P. Fisch. Material des Travailleur u. Talisman, Joubin ddt.

Fig. 17. *Rhynchonella psittacea* Chemn., Tromsö.

Fig. 18. *Rhynchonella nigricans* Sowb., Neuseeland.

Tafel XXXVIII.

Fig. 19*a*—*c*. *Liothyrina sphenoidea* Phil. Material des Travailleur u. Talisman 1,5/1. (Joubin ddt.).

Fig. 20*a*—*c*. *Liothyrina cubensis* Pourt. Ascension. Das von Davidson, Chall. Rep. Taf. II, Fig. 11, abgebildete Exemplar, unbedeutend über natürl. Größe (Länge 26,0).

Fig. 21*a*—*c*. *Liothyrina cubensis* Pourt. Floridastraße. 1/1. Dall ddt.

Fig. 22*a*—*b*. *Liothyrina fulva* n. sp. (= *Liothyrina uva* Brod. p. p. bei Davidson). Twofold Bay, Südostaustralien, Challenger. Chall. Rep. Taf. II, Fig. 3, 3*a* und *b*. 1,5/1.

Tafel XXXIX.

Alle Abbildungen, mit Ausnahme von Fig. 30 und 31, nach direkt vergrößert aufgenommenen Photographien. Fig. 30 und 31 sind in Vergr. 3/1 aufgenommen und die Aufnahme nachträglich nochmals auf das Doppelte vergrößert.

Digitized by Google

Fig. 23. *Liothyrina sphenoidea* Phil. Dasselbe Exemplar wie Fig. 19, Armgerüst.

a. Von der Ventralseite, 4/1.

b. Von links, 2/1.

Fig. 24. *Liothyrina cubensis* Pourt.

a. Armgerüst eines Exemplares von Portoriko. Ventralansicht 4/1.

b. Dasselbe von links.

c. Armgerüst eines zweiten Exemplares, Floridastraße. Ventralansicht. 4/1.

d. Dasselbe von einem andern Exemplar von Portoriko. 4/1.

Fig. 25. *Liothyrina uva* Brod. Armgerüst, Ventralansicht. Exemplar von der schwedischen Südpolarexpedition vom Nordenskiöldgletscher, Südgeorgien. 2/1.

Fig. 26. *Liothyrina fulva* n. sp. Dasselbe Exemplar wie in Fig. 22. Armgerüst, Ventralansicht. 4,5/1. Die Abbildung wurde, um die Schalenklappen des einzigen Exemplares nicht trennen zu müssen, so gewonnen, daß in die Ventralschale ein aus einem Deckglas hergestellter Spiegel eingelegt und das in diesem erscheinende Spiegelbild des Armgerüstes, photographiert wurde. Es liegt also die Dorsalschale nach oben, in der Ventralschale sieht man den Spiegel, in diesem das Bild des Armgerüstes.

Fig. 27. *Liothyrina bartletti* Dall., Martinique. Armgerüst, Ventralansicht. 3/1.

Fig. 28. *Liothyrina vitrea* Born, Capri, Eimer coll. Armgerüst, Ventralansicht. 3/1.

Fig. 29. *Liothyrina stearnsi* Pilsbry, Japan. Doflein coll. Armgerüst, Ventralansicht. 2/1.

Fig. 30. *Liothyrina affinis* Calc., Sardinien. Armgerüst, Ventralansicht. 6/1.

Fig. 31. *Liothyrina* spec. n., Agulhasbank, Valdivia. Armgerüst, Ventralansicht. 6/1.

Tafel XL.

Karte für die Verbreitung der recenten *Liothyrina*-Arten und einiger andrer Formen.

Digitized by Google

Protozoen-Studien.

V. Teil. Zur Kenntnis einiger Rhizopoden und Infusorien aus dem Gebiete des Oberrheins.

Von

Robert Lauterborn.

Mit Tafel XLI—XLIII.

In einer Reihe früherer Arbeiten, welche von den Ergebnissen biologischer Untersuchungen im Gebiete des Oberrheins berichteten, habe ich auch mehr oder weniger ausführliche Diagnosen neuer Protozoen gegeben. Mehrere derselben sind an dieser Stelle bereits Gegenstand spezieller Studien gewesen (1895, 1899); bei andern stellte ich eingehendere Beschreibungen und Abbildungen für später in Aussicht.

Dieses Versprechen nun einzulösen und einige weitere Beobachtungen mitzuteilen, scheint mir keine Gelegenheit mehr geeignet als die jetzige. Ist doch dieser Band unsrer Zeitschrift einem Manne gewidmet, der in einem Leben voll unermüdlichen Schaffens unser Wissen von den Protozoen mit einer solchen Fülle neuer Tatsachen und weitausblickender Gedanken bereichert hat, daß alle, die auf diesem Gebiete forschend sich betätigen, zu ihm als dem Führer und Meister aufblicken. Und so möge auch dieser Beitrag Zeugnis ablegen von der tiefen Verehrung und aufrichtigen Dankbarkeit, welche alle beseelt, die sich Schüler Bütschlis nennen dürfen!

Beschreibung der einzelnen Formen.

Rhizopoda.

1. *Hyalosphenia Penardi* nov. spec.

(Taf. XLI, Fig 1, 2.)

Das Gehäuse dieser Art zeigt, von der Fläche gesehen, annähernd gestreckt elliptische Gestalt. Der Hinterrand ist parabolisch gerundet,

Digitized by Google

der nur wenig verschmälerte Vorderrand erscheint etwas unregelmäßig bogenförmig begrenzt. Bei Ansicht von der Seitenkante (Fig. 2) tritt hervor, daß das Gehäuse ziemlich stark komprimiert ist, am stärksten am Vorderende, wo sich die an und für sich recht zarte Schale fast bis zur Unkenntlichkeit verdünnt. Das Gehäuse ist völlig durchsichtig, farblos oder schwach gelblich gefärbt.

Der Weichkörper bietet gegenüber den andern Arten der Gattung kaum Besonderheiten dar. Das Plasma erscheint bei dem in Bewegung begriffenen Rhizopoden in der vorderen Schalenhälfte angesammelt und entsendet von hier aus nach hinten eine wechselnde Anzahl langer, spitzer Pseudopodien, welche sich an der Innenwand des Gehäuses inserieren. Der Kern, dem Hinterende genähert, ist kugelig und von einem feinmaschigen Gerüstwerk erfüllt. Um ihn liegen zahlreiche stark lichtbrechende Kügelchen, vor ihm die aufgenommenen Nahrungskörper, meist aus Diatomeen bestehend.

Bei der Bildung der Pseudopodien quillt das Plasma in der ganzen Breite des spaltenförmigen Schalenmundes vor und entsendet meist nur ein einziges fingerförmiges, zartes Pseudopodium, welches in seinem Innern eine Körnchenströmung erkennen läßt.

Länge des Gehäuses 180 μ, größte Breite 70 μ, Vorderrand 62 μ breit, größte Dicke 38 μ.

Vorkommen. Die vorliegende Art kenne ich bisher nur aus den Diatomeenrasen oder -filzen, welche bei niederem Pegelstande des Rheins an stillen Stellen (hinter Kiesbänken, in Strombuchten usw.) den sedimentierten Schlick mit einer braunen Decke überziehen. Sie teilt diesen Aufenthaltsort mit einer ganzen Anzahl andrer Protozoen, als deren charakteristischste Vertreter ich hier nur *Amphitrema rhenanum* Lauterb., *Cochliopodium granulatum* Penard, *Rhynchogromia nigricans* Penard spec., *Pinaciophora fluviatilis* Greef, *Condylostoma caudatum* Lauterb. nenne. Ich fand sie stets nur in vereinzelten Individuen.

Von den acht bisher beschriebenen Arten der Gattung *Hyalosphenia* steht *H. Penardi* der *H. cuneata* Stein (*H. lata* F. E. Schulze) am nächsten. Sie unterscheidet sich von ihr durch ihre viel beträchtlichere Größe (180 μ gegen 60—80 μ!), die viel gestrecktere Gestalt und den bogenförmigen Vorderrand des Gehäuses.

Ich widme diese Art dem unermüdlichen Erforscher der Rhizopoden des Süßwassers, Herrn Dr. E. Penard in Genf.

Digitized by Google

2. *Pamphagus armatus* Lauterb.

1901. Lauterborn S. 54. — 1902. Penard S. 577—578. — 1906. Awerinzew S. 264. — 1906a. Schouteden. S. 361.

(Taf. XLI, Fig. 3.)

Gestalt beutelförmig, zusammengedrückt, vorn etwas verbeitert und mehr oder weniger abgestutzt. Die elastische Schalenhaut ist auf ihrer ganzen Oberfläche mit zahlreichen ziemlich langen, nach hinten gekrümmten, spitzen Stacheln bedeckt. Weichkörper, die Schale meist völlig erfüllend, bisweilen hinten etwas abgehoben. Kern kugelig, mit feinmaschigem Gerüstwerk und zahlreichen Nucleolen, dem Hinterende genähert.

Länge 45—70 μ, 32 μ breit.

Vorkommen: Meist sapropelisch, besonders in kalkreichem Schlamm zerfallender Chara-Rasen. In verschiedenen Teichen der Umgebung von Ludwigshafen, aber immer nur sehr vereinzelt.

Die vorliegende Art ist durch die Bewehrung mit kräftigen, nach hinten gekrümmten Dornen mit keiner andern Art der Gattung zu verwechseln. Penard hat allerdings (1902) in breiter Ausführung es als möglich hingestellt, daß ein von ihm 1890 unter dem Namen *Trinema spinosum* nach einem einzigen Exemplare beschriebener Rhizopode vielleicht mit *Pamphagus armatus* identisch sein könne. Wenn aber die von ihm in seinem großen Werke S. 572, Fig. 12 wiedergegebene flüchtige Skizze auch nur einigermaßen den tatsächlichen Verhältnissen entspricht, erscheint mir eine derartige Identifizierung völlig ausgeschlossen. Ganz abgesehen davon, daß die hier dargestellte Seitenansicht von *Trinema spinosum* gar nicht zu derjenigen von *Pamphagus armatus* stimmt, zeigt der Penardsche Rhizopode eine ziemlich dicke, doppelt konturierte Schale und einen allseitig weit von dieser abstehenden Weichkörper — also doch ganz wichtige morphologische Charaktere, die von denen meiner Art recht verschieden sind. Ich muß darum auch an der specifischen und wohl auch generischen Verschiedenheit beider Formen festhalten.

3. *Amphitrema rhenanum* Lauterb.

1896. Lauterborn S. 14. — 1902. Penard S. 581. — 1903. Penard S. 289—299 (*A. lemanense* Pen.). — 1905. Penard S. 101—103. — 1906. Awerinzew S. 320.

(Taf. XLI, Fig. 4—5.)

Gehäuse dünnschalig, oval bis spindelförmig, öfter etwas unregelmäßig, an beiden Enden halsartig verschmälert. Oberfläche der Schale

Digitized by Google

rauh, durch zerstreute, sehr kleine inkrustierende Sandkörnchen, die an den Mündungen meist etwas dichter gehäuft erscheinen.

Weichkörper besonders in seinem centralen Teile dicht erfüllt von kleinen ziegelroten Körnchen, die völlig jenen des Heliozoons *Pinaciophora fluviatilis* Greeff gleichen. Kern central bläschenförmig, mit großem Nucleolus. Bei der Bewegung tritt das Plasma pfropfenförmig aus den Mündungen hervor und entsendet hier je ein einziges dünnes, spitzes Pseudopodium, welches sich hinten oft bogenförmig krümmt oder mehr oder weniger umknickt.

Länge des Gehäuses 40—45 μ, größte Breite 10—15 μ.

Vorkommen. Bisher nur im Diatomeenschlamm des Rheines, zusammen mit *Hyalosphenia Penardi* Lauterb., *Pinaciophora fluviatilis* Greeff usw., immer einzeln.

Im Jahre 1903 hat Penard aus dem Genfersee unter dem Namen *Amphitrema lemanense* einen Rhizopoden beschrieben, welcher eine außerordentlich weitgehende Ähnlichkeit mit *A. rhenanum* besitzt, selbst die roten Körnchen im Innern sind vorhanden. Ein Unterschied soll nach Penard darin bestehen, daß *A. lemanense* etwas komprimiert ist, wodurch der Querschnitt mehr elliptisch würde, weiter seien die Dimensionen der Schale geringer, 20—35 μ im Genfersee gegen 40—45 μ im Rhein[1]. Ich muß gestehen, daß ich derartige minutiöse Differenzen bei den doch recht variablen Rhizopodenschalen für so unerheblich halte, daß ich persönlich nicht einmal wagen würde darauf auch nur eine Varietät zu begründen.

4. *Microcometes paludosus* Cienkowsky.

1876. Cienkowsky S. 101—110. — 1902. Penard S. 544—545. — 1906. Awerinzew S. 322—323. — Schouteden S. 375.

(Taf. XLI, Fig. 6—9.)

Im Jahre 1876 beschrieb Cienkowsky unter dem Namen *Microcometes paludosa* einen sehr interessanten Rhizopoden, welcher sich von den bis dahin bekannten Süßwasserformen vor allem durch den Besitz von mehreren (3—5) Pseudopodienöffnungen unterschied[2]. Man hat darum *Microcometes* sogar zu den perforaten Rhizopoden gestellt (Bütschli 1889 zur Familie der Globigerinae), meines Erachtens durch-

[1] Penards Angabe, daß die Genfersee-Exemplare höchstens doppelt so lang als breit seien, deckt sich nicht ganz mit seiner Fig. 2, wo der Längsdurchmesser den doppelten Breitendurchmesser doch übertrifft.

[2] Eine zweite Art der Gattung aus einem Salzteiche Ungarns (*M. tristripetus*) gab Entz 1877 bekannt.

aus mit Unrecht, da trotz der Vermehrung der Mundöffnungen die verwandtschaftlichen Beziehungen zu Formen wie *Diplophrys*, *Amphitrema* usw. doch gar zu enge sind.

Seit CIENKOWSKY scheint *Microcometes* nur noch von PENARD wieder gefunden und untersucht worden zu sein. Seit kurzem kenne ich die Form nun auch aus der Rheinebene und bin dadurch imstande vor allem etwas genauere Abbildungen zu geben als sie bisher vorlagen.

Die Gehäuse der von mir beobachteten Exemplare zeigen alle mehr oder weniger kugelige Gestalt (Taf. XLI, Fig. 6). Die chitinöse Schalenwand ist ziemlich dick und durch Einlagerung von Eisenoxydhydrat gelblich bis tief rostbraun gefärbt wie eine *Trachelomonas*-Schale; im optischen Querschnitt hatte es den Anschein, als sei sie keineswegs homogen, sondern aus einzelnen Plättchen zusammengesetzt. Die Oberfläche des Gehäuses zeigt sich mit ziemlich weitläufig gestellten borstenförmigen Stacheln bewehrt, die bisweilen etwas gekrümmt erscheinen.

Auch CIENKOWSKY hat diese Stacheln gesehen, aber nur bei encystierten Tieren; er glaubt, daß sich dieselben erst bei der Encystierung bilden sollten, was mir indessen recht unwahrscheinlich dünkt, da ich mir eine solche nachträgliche Stachelbildung nicht gut vorstellen kann. PENARD erwähnt die Stacheln nicht. Vielleicht stellt die von mir beobachtete Form eine Varietät dar, die man dann als var. *aculeata* bezeichnen könnte.

Öffnungen zum Durchtritt der Pseudopodien sind drei bis fünf vorhanden. Sie besitzen eine abgestutzt kegelförmige Gestalt und sind stets dünnwandiger und darum auch blasser gefärbt als die übrige Schale.

Der Weichkörper füllt die Schale nicht völlig aus. Er enthält einen bläschenförmigen Kern mit Nucleolus, eine contractile Vacuole sowie einige blasse Kügelchen; die von PENARD beobachteten zahlreichen »petits grains brillants verdatres« habe ich niemals gesehen. Die Pseudopodien entspringen von ziemlich dünnen stielartigen Fortsätzen, die sich außerhalb der Schale zunächst platten- oder flossenförmig verbreitern und dann zarte fadenförmige spitze Fortsätze entsenden, welche sich wiederholt dichotom gabeln und auch bogenförmig krümmen können. Anastomosen der Pseudopodien, die oft das Dreifache des Schalendurchmessers erreichen, scheinen völlig zu fehlen.

Was die Fortpflanzung anbelangt, so hat CIENKOWSKY eine Teilung der Weichkörper und Ausschlüpfen des Teilsprößlings beobachtet. Der freigewordene Sprößling kroch noch eine Zeitlang in der

Digitized by Google

Nähe der mütterlichen Schale umher, entschwand dann aber den Blicken. Ich glaube, ich kann diese Beobachtungen noch ein Stück weiter führen. Ich sah nämlich einmal gerade neben einem Exemplar, dessen Weichkörper kaum noch ein Drittel des Schalenraumes ausfüllte, einen Sprößling liegen, der sich bereits mit einer sehr zarten, an der Oberfläche etwas gekörnelten Hülle umgeben hatte (Taf. XLI, Fig. 7—8). An dieser Hülle war erst eine Pseudopodienöffnung entwickelt, die auch noch des charakteristischen kaminartigen Aufsatzes entbehrte. Dagegen zeigten die Pseudopodien in ihrem Entstehen von einem stielartigen Fortsatz völlige Übereinstimmung mit den entsprechenden Verhältnissen ausgebildeter Tiere, so daß mir auch aus diesen Gründen ein genetischer Zusammenhang zwischen beiden Wesen als gesichert erscheint.

Encystierung habe ich mehrfach beobachtet. Die von der umgebenden Rhizopodenschale durch einen weiten Zwischenraum getrennten Cysten (Taf. XLI, Fig. 9) sind kugelig, farblos; ihre Hülle erscheint wie die Oberfläche eines Fingerhutes mit zahlreichen kleinen kraterartigen Vertiefungen bedeckt. Wie die Abbildung (Fig. 9) erkennen läßt, kommt so eine Struktur zustande, welche im Bilde sehr an die gewisser Diatomeenpanzer, speziell solcher der Gattung *Cyclotella* erinnert.

Durchmesser der Schale 18—20 μ; Stacheln 3—5 μ lang. Durchmesser der Cyste 13—16 μ; Sprößling 9 μ, Hülle 13 μ lang.

Vorkommen. Ich habe *Microcometes* bisher nur ein einziges Mal in etwas größerer Anzahl gefunden, und zwar im Mai 1906. Der Fundort liegt in einem weiten Wiesengelände bei Schifferstadt (Rheinpfalz) und ist ein kleiner, dicht mit Carex bewachsener Tümpel, der im Sommer völlig austrocknet. *Vortex viridis* ist hier im Frühjahr sehr häufig.

Der Rhizopode fand sich hier ausschließlich auf der Oberfläche einer wasserbewohnenden Nostoc-Art. Alle von mir beobachteten Exemplare waren auf den Gallertkugeln der Alge festgekittet; niemals habe ich kriechende Tiere gesehen. Da nun die Schale mehrere Öffnungen besitzt, kann *Microcometes* auch festsitzend mit Hilfe seiner langen Pseudopodien einen beträchtlichen Raum im ganzen Umkreis der Schale nach Nahrung absuchen. Ja, man könnte sich überhaupt fragen, ob nicht seßhafte Lebensweise und Ausbildung mehrerer Pseudpodienöffnungen sich gegenseitig bedingen?

Cienkowsky hat *Microcometes* zuerst auf gallertigen Algen, und zwar Tetrasporeen, entdeckt; auch Penard fand seine Exemplare in der Umgebung von Genf »à la surface d'une algue gléfiée«. Wir haben es also hier allem Anschein nach mit einem charakteristischen myco-

Digitized by Google

philen, und zwar epimykisch lebenden Rhizopoden zu tun. Sicherlich ist diese spezialisierte Lebensweise, wie auch PENARD annimmt, der Grund, daß diese so interessante Form bisher wenig zur Beobachtung gelangte[1].

Infusoria.

5. *Holophrya nigricans* Lauterb.

1894. LAUTERBORN S. 396—397. — 1895. BLOCHMANN S. 86. — 1896. SCHEWIAKOFF S. 122. — 1906. SCHOUTEDEN S. 391.

(Taf. XLI, Fig. 11—12.)

Der Körper dieser Art ist ellipsoidal bis beinahe kugelförmig, hinten breit gerundet, vorn etwas abgestutzt. Die Mundöffnung, genau polar gelegen, ist ziemlich groß, erweiterungsfähig, trichterförmig eingesenkt; der Schlund ist ziemlich ansehnlich und zart, aber sehr deutlich längsgestreift. Bei polarer Ansicht (Taf. XLI, Fig. 12) tritt die äußere Begrenzung der Mundöffnung als Ring entgegen, der nach außen durch den Ansatz der Körperstreifen fein gezähnelt erscheint; bei tieferer Einstellung folgt im Innern des Ringes ein mehr oder weniger unregelmäßig konturierter, breiter Spalt, die Stelle, wo der Schlundtrichter in das Entoplasma übergeht. Spalt und Ring sind durch eine sehr feine dichte radiäre Streifung verbunden, die dem Schlundtrichter entspricht. Die Scheidung von Ecto- und Entoplasma ist deutlich ausgeprägt, das Corticalplasma enthält zahlreiche Trichocysten. Der Macronucleus hat ellipsoidale bis schwach nierenförmige Gestalt und enthält in einem feinmaschigen Gerüstwerk zahlreiche Binnenkörper. Der Micronucleus liegt in der Kernbucht. Die contractile Vacuole ist in Einzahl vorhanden und liegt nahe am Hinterende. Das Entoplasma enthält meist zahlreiche dicht gedrängte Nahrungsvacuolen. Die Farbe des Tieres ist dunkel, grau bis grauschwarz.

Besonderes Interesse darf die Körperstreifung beanspruchen. Bei schwächeren Vergrößerungen erscheint die Oberfläche des Infu-

[1] Die Gallertlager der verschiedensten Algen sowie die zerfallende Gallerte des Laiches unsrer Batrachier bergen vielfach recht interessante Lebensgenossenschaften niederer Organismen, besonders Protozoen. So fand ich beispielsweise bei uns die seltene *Microgromia socialis* Arch. spec. (*M. mucicola* Arch.) bisher nur in der Gallertmasse von *Rivularia* des Altrheins bei Neuhofen, hier aber in Kolonien von mehreren hundert Individuen. In zerfallender Froschlaichgallerte, die durch Massenwucherung von *Chlamydomonas mucicola* Schmidle grünlich gefärbt war, beobachtete ich ferner eine 25—35 μ große *Chrysamoeba*-Art, die hier in Verbänden von mehr als hundert Individuen förmliche goldbraun leuchtende Nester bildete.

Digitized by Google

sors fein gekerbt; bei stärkeren Systemen ergeben sich Verhältnisse, die ich 1894 (S. 396—397) mit folgenden Worten geschildert habe:

»Die vorliegende Form bietet (ebenso wie die folgende[1]) sehr interessante Verhältnisse bezüglich ihrer Körperstreifung und Cilienanordnung dar. Die Körperstreifung ist regulär, d. h. die Cilienreihen verlaufen in meridionaler Richtung von einem Pol zum andern. Zwischen diesen Cilienreihen verlaufen daneben noch sehr deutlich ausgeprägte Längslinien, welche bei hoher Einstellung hell, bei tieferer dunkel erscheinen; dieselben stehen untereinander durch kurze Querlinien (mit gleichen optischen Eigenschaften) in Verbindung, und zwar so, daß zwischen je zwei in meridionaler Richtung aufeinander folgenden Cilien sich eine Querlinie erstreckt. Auf diese Weise kommt auf dem Ciliatenkörper ein ausgesprochenes gitterförmiges Oberflächenrelief zustande, wobei jede einzelne Cilie inmitten eines kleinen allseitig begrenzten ‚Cilienfeldes' entspringt. Aus der Untersuchung des optischen Durchschnittes am Rande geht weiterhin noch hervor, daß die Begrenzungslinien der Cilienfelder leistenartig vorspringen und somit jedes Cilienfeld die Gestalt eines flachen Kästchens besitzt, auf dessen Boden sich in der Mitte die Cilie erhebt.«

Im Anschluß an diese Beobachtungen sprach ich dann noch die Erwartung aus, »daß erneute Untersuchungen der Körperstreifung und Cilienanordnung andrer Infusorien unter Anwendung guter Apochromate auch hier vielfach eine ähnliche Ausbildung des Oberflächenreliefs ergeben dürften.«

Diese vor 13 Jahren ausgesprochene Vermutung hat inzwischen vielfach Bestätigung gefunden. Damals (1894) herrschte fast ausschließlich[2] die Anschauung, daß die einzelnen Cilienfelder papillenartige Vorsprünge seien, wie es beispielsweise auch noch BÜTSCHLI und SCHEWIAKOFF 1889 für *Paramaecium* darstellten. Später ist dann durch die Arbeiten von BÜTSCHLI und JOUKOWSKY (1898), WALLENGREN (1901), PROWAZEK (1901), H. N. MAIER (1902), SCHUBERG (1905) gezeigt worden, daß Cilienfelder, wie ich sie für *Holophrya* und *Disematostoma* schilderte, bei Ciliaten tatsächlich weiter verbreitet sind. Aber allen diesen Autoren scheinen meine früheren Beobachtungen unbekannt geblieben zu sein, was ich daraus entnehme, daß dieselben nirgends von ihnen erwähnt werden. Möglicherweise hat dazu auch der Umstand beigetragen, daß

[1] In der zitierten Arbeit *Disematostoma Bütschlii* Lauterb.

[2] Nur MAUPAS (1883) hatte, soviel mir bekannt, die Cilienfelder von *Paramaecium* wegen ihres optischen Verhaltens für Vertiefungen erklärt.

Digitized by Google

der Obertitel der fraglichen Arbeit nicht auf eine Behandlung cytologischer Details schließen ließ. —

Über den Bau und die Anordnung dieser Cilienfelder dürfte ein Blick auf Taf. XLII, Fig. 16—17 bessere Auskunft geben als selbst eine lange Beschreibung es vermöchte.

Länge des Infusors 110—180 μ, Breite 100—150 μ.

Vorkommen, Lebensweise. *Holophrya nigricans* ist eines von jenen pelagischen Infusorien, deren Hauptentfaltung auf die kältere Jahreszeit (November—März) fällt. Ich fand sie im Winter in verschiedenen Teichen und Altwassern der Rheinebene, am zahlreichsten in einem Teich bei Maudach (westlich von Ludwigshafen), wo sie in Gesellschaft andrer stenothermer psychrophiler oder chimophiler Protozoen, wie *Disematostoma Bütschlii* Lauterb., *Bursaridium Schewiakowii* Lauterb., *Bicosoeca lacustris* Lauterb., *Sphaeroeca volvox* Lauterb., *Peridinium palatinum* Lauterb.[1], *Gymnodinium tenuissimum* Lauterb. usw. zu den Charakterformen des winterlichen Planctons gehört. Das Infusor ist in steter Bewegung begriffen und sehr gefräßig; man findet das Entoplasma meist mit gefressenen Flagellaten und Dinoflagellaten (besonders *Peridinium palatinum*) vollgepfropft.

Ein Jahr nach dem Erscheinen meiner Arbeit hat BLOCHMANN (1895) versucht, die alte EHRENBERGsche Gattung *Holophrya* genauer zu begrenzen, indem er alle Arten mit »wohlentwickeltem Reusenapparat«, wie z. B. *H. ovum* Ehrb., *H. discolor* Ehrb. der Gattung *Prorodon* Ehrb. überwies. Folgt man diesem Einteilungsprinzip, so könnte man wohl auch *H. nigricans* ebenfalls der Gattung *Prorodon* im Sinne BLOCHMANNS einreihen, denn wenn hier auch gerade kein »wohlentwickelter« Reusenapparat vorhanden ist, so erscheint doch die Schlundstreifung jedenfalls deutlicher und weiter in das Körperinnere herabreichend, als bei den übrigen Angehörigen der Gattung *Holophrya*. Im Gegensatz zu BLOCHMANN betrachtet SCHEWIAKOFF (1896) als Hauptkriterium der Zugehörigkeit zur Gattung *Holophrya* die genau polare Lage der Mundöffnung, während er als *Prorodon* alle jene Formen zusammenfaßt, bei denen die Mundöffnung mehr oder weniger seitlich verschoben ist. Danach wäre also *H. nigricans* eine echte *Holophrya* im Sinne von SCHEWIAKOFF. Daraus geht wohl zur Genüge hervor, daß eine völlig scharfe Grenze zwischen beiden genannten Gattungen zurzeit kaum

---

[1] *Peridinium palatinum*, eine durch ihre breiten Interkalarstreifen, die nicht areolierten leistenartig geränderten Platten sehr charakteristische Art, ist von HUITFELD-KAS nochmals als *Peridinium laeve* beschrieben worden.

Digitized by Google

zu ziehen ist, und daß darum auch die generische Stellung mehr oder weniger subjektivem Empfinden überlassen bleibt.

6. *Pelamphora Bütschlii* Lauterb.

1901. Lauterborn S. 52—53. — 1906b. Schouteden S. 403.

(Taf. XLIII, Fig. 27—28.)

Gehäusebewohnend. Der Körper ist ungefähr oval, beutelförmig, vorn etwas verschmälert und quer abgestutzt, hinten breit gerundet; recht metabolisch. Die Mundöffnung liegt genau polar, ist ziemlich weit, etwas kreisförmig eingesenkt, ohne Trichiten- oder Reusenapparat. Über die Mundöffnung neigt sich ein Kranz feiner und zarter Cilien, der nach außen von einem Kranze viel längerer, aber ebenfalls ziemlich dünner Cilien umstellt wird. Ectoplasma besonders in der vorderen Körperhälfte stärker entwickelt, mit trichocystenartigen Gebilden.

Entoplasma gegen die Mundöffnung strangartig ausgezogen und so vacuolenartige Räume von verschiedener Größe und Ausbildung umschließend.

Macronucleus in der Körpermitte gelegen, ellipsoidal, mit feinmaschigem Gerüstwerk und mehreren granulierten »Binnenkörpern«. Contractile Vacuole im hinteren Körperdrittel, kugelig, groß. Stets zahlreiche Nahrungsvacuolen; vom Hinterrand bis gegen die Körpermitte zahlreiche Fettkugeln.

Streifung regulär. Längsstreifen ziemlich dicht, in genau meridionalen Reihen vom Vorderende zum Hinterende ziehend. Querstreifen etwas weitläufiger angeordnet. Am Hinterende vier auffallend lange, die halbe Körperlänge des Infusors erreichende Cilien, die ein ganz geißelartiges Aussehen besitzen und sich wie diese am distalen Ende öfters umbiegen und aufrollen.

Gehäuse flaschenförmig, sehr zart und hyalin. Vorderende ziemlich stark halsartig verschmälert, glatt. Weiter nach hinten wellig quergeringelt; es macht den Eindruck, als wenn die meist etwas schief, nach vorn gerichteten queren Cilienreihen sich jeweils in eine wellenförmige Ausbiegung des Gehäuses einstellen würden. Das Hinterende des Gehäuses entbehrt einer ausgesprochenen Ringelung und ist besonders zart und dünn. Wahrscheinlich tragen die langen geißelartigen Cilien am Hinterende des Infusors ebenfalls dazu bei, den Körper in einer bestimmten Entfernung vom Boden des Gehäuses einzustellen.

Länge des Infusors 110 μ, Breite 63 μ; Länge des Gehäuses 180 μ, größte Breite 75 μ.

Digitized by Google

Vorkommen, Lebensweise. *Pelamphora* ist ein ausgesprochen sapropelisches Infusorium, das weit verbreitet, aber stets einzeln nur in jenen Tümpeln und Teichen vorkommt, deren Boden mit faulendem, hauptsächlich aus Celluloseresten bestehendem Schlamme bedeckt ist. Es nährt sich so gut wie ausschließlich von den hier stets massenhaft vorkommenden Purpurbakterien (*Chromatium*, *Lamprocystis* usw.), welche die zahlreichen Nahrungsvacuolen in pfirsichblütefarbenen Klumpen und Ballen erfüllen. Bisweilen schwärmt das Infusor aus seinem an Schlammpartikeln usw. befestigten Gehäuse aus und schwimmt frei umher. Diese Exemplare zeigen ganz verschiedene Körperumrisse: sie sind ausgesprochen birnförmig gestaltet, das Vorderende breit gerundet, das Hinterende verschmälert.

Was die systematische Stellung anbelangt, so gehört *Pelamphora* zu den Holotrichen — wo sie neben *Calyptotricha* Phill. die zweite bis jetzt bekannte gehäusebewohnende Form darstellt — und zwar zur Familie der Enchelidae.

7. *Dactylochlamys pisciformis* Lauterb.

1901. Lauterborn S. 53. — 1906. Schouteden S. 410.

(Taf. XLII, Fig. 25, Taf. XLIII, Fig. 26.)

Der Körper ist starr, mehr oder weniger spindel- oder fischförmig, vorn etwas verschmälert und abgestutzt, hinten schwanzartig ausgezogen. Die Oberfläche wird von mehreren sehr steilen, schief nach hinten verlaufenden Spiralbändern umzogen, welche an ihrem freien Rande mit zahlreichen, nach hinten gerichteten stummel- bis fingerförmigen Fortsätzen bewehrt sind. Im Innern dieser Fortsätze bisweilen ein achsenfadenartiges Gebilde. Die Cilien sind ziemlich weitläufig angeordnet, sehr lang, fast geißelartig und entspringen jeweils zwischen den fingerförmigen Fortsätzen der Spiralleisten. Sie umgeben auch, etwas dichter gestellt, das Vorderende bzw. die hier befindliche etwas eingesenkte Mundöffnung. Trichiten- oder Reusenapparat fehlen. Der Macronucleus liegt ungefähr in der Körpermitte; er besitzt ellipsoidale Gestalt und enthält in einem feinmaschigen Gerüstwerk mehrere »Binnenkörper«. Micronucleus wahrscheinlich vor dem Macronucleus liegend. Die contractile Vacuole ist ziemlich groß und mündet hinter dem Kern aus. Das Plasma ist erfüllt von zahlreichen blassen Kugeln, Fetttropfen usw.

Größe des Infusors 90—100 μ, Breite 28—30 μ.

Vorkommen, Lebensweise. Ebenfalls ausschließlich sapro-

pelisch in faulendem Schlamm verschiedener Teiche der Rheinebene, aber immer nur sehr einzeln. Bewegungen ziemlich langsam.

Dactylochlamys gehört mit der später zu besprechenden Gattung *Discomorpha* zu den bizarrsten und auffallendsten Infusorien, die ich kenne. Ihre systematische Stellung festzustellen, ist nicht ganz leicht. Daß sie zu den Holotrichen gehört, unterliegt keinem Zweifel. Unter diesen dürfte es die Familie der Colepina sein, in die sich *Dactylochlamys* am wenigsten gezwungen einreihen ließe. Dafür spricht meines Erachtens vor allem die panzerartig starre Struktur der Pellicula und dann auch das Verhalten der Cilien, die da wie dort mehr oder weniger geißelartig ausgebildet erscheinen und zerstreut über den Körper stehen. Allerdings müßte dann die Familiendiagnose der Colepina etwas modifiziert werden.

8. *Chaenia limicola* Lauterb.

1901. Lauterborn S. 53—54. — 1906b. Schouteden S. 403[1].

(Taf. XLII, Fig. 19.)

Körper contractil, gestreckt, ungefähr lanzettförmig, vorn etwas verschmälert und abgerundet und mit einem etwas schiefen knopfartigen Vorsprung versehen. Nach hinten zu ziemlich gleichmäßig verschmälert und schwanzartig zugespitzt. Cilien am Vorderende länger und dichter gestellt, sonst etwas zerstreuter in weitläufigen schiefen Längsreihen. Kerne sehr zahlreich, klein, kugelig. Contractile Vacuolen in Mehrzahl, hintereinander angeordnet. Plasma ganz dunkel gefärbt durch zahlreiche kleine Kügelchen, die bisweilen ringförmig erscheinen. Trichitenartige Gebilde im Plasma zerstreut, ein dünnes Bündel von dem knopfartigen Vorsprung schief nach hinten ziehend.

Länge des Infusors 150 μ; Breite 25 μ.

Vorkommen. Sapropelisch; immer nur recht vereinzelt.

Chaenia limicola hat von den bisher beschriebenen Arten der Gattung am meisten Ähnlichkeit mit *Chaenia crassa* Maskell, wie sie Schewiakoff (1896) Taf. II, Fig. 30 abbildet. Sie unterscheidet sich von dieser hauptsächlich durch ihre mehr lanzettförmige Gestalt und dann besonders durch den knopfförmigen Vorsprung am Vorderende.

[1] Hier wird fälschlich Levander als Autor der *Chaenia limicola* genannt.

9. *Disematostoma Bütschlii* Lauterb.

1894. LAUTERBORN S. 397. — 1896. SCHEWIAKOFF S. 315—316. — 1906b. SCHOUTEDEN S. 448.

(Taf. XLI, Fig. 13, Taf. XLII, Fig. 14—17.)

Der Körper ist unregelmäßig ei- bis birnförmig, vorn breit gerundet, hinten verschmälert. Mundöffnung groß, etwa ein Drittel der Körperlänge einnehmend, in einiger Entfernung von dem Vorderende auf der Bauchseite gelegen. Von Gestalt im Umriß ungefähr länglich ohrförmig, besitzt sie zwei ansehnliche undulierende Membranen, die sehr zart, aber deutlich quergestreift sind und an ihrem freien Rande meist etwas aufgefasert erscheinen; es macht ganz den Eindruck, als seien sie aus dicht verklebten feinsten Cilien zusammengesetzt.

Die Körperstreifung ist recht eigenartig. Am Vorderende des Körpers befindet sich eine schief verlaufende grubenförmige Einsenkung, von der aus auf der Ventralseite eine schwach rinnenförmige Vertiefung gegen das Vorderende der Mundöffnung zu zieht (Taf. XLII, Fig. 14). Die Körperstreifen beginnen hinter der Rinne (bei ventraler Ansicht) sehr dicht zusammengedrängt und ziehen, allmählich sich verbreiternd, schwach bogenförmig nach hinten, während rechts der Rinne die Streifen etwas weniger gedrängt erscheinen. Auf der Dorsalseite (Taf. XLII, Fig. 15) konvergieren alle Streifen gegen eine Reihe relativ großer, mehr oder weniger polygonaler Felder (etwa 20—25 an der Zahl), die, in einer Reihe hintereinander angeordnet, sich entlang der Medianlinie vom Hinterende bis gegen die Körpermitte hinzieht. Die einzelnen Cilienfelder sind ganz wie bei *Holophrya nigricans* gebaut: auch hier haben wir das bereits geschilderte gitterförmige Oberflächenrelief, wobei jede Cilie in der Mitte eines flachen kästchenartigen Cilienfeldes entspringt.

Scheidung in Ecto- und Entoplasma sehr scharf ausgeprägt; Corticalplasma sehr dick, mit zahlreichen Trichocysten. Kern groß, in der vorderen Körperhälfte, wurstförmig gebogen mit zahlreichen Binnenkörpern und feinmaschigem Gerüstwerk. Contractile Vacuole groß, etwas hinter der Körpermitte dorsal mit deutlichem Porus ausmündend, füllt sich mit rosettenförmig zuführenden Kanälen. Unterhalb der cilienbekleideten Einsenkung am vorderen Körperpole eine Ansammlung glänzender dunkler Körnchen. Meist mit Zoochlorellen.

Länge des Infusors 140—155 μ, größte Breite 80—90 μ; Corticalplasma 14 μ dick. Trichocysten 10 μ, ausgeschnellt bis 60 μ lang.

Vorkommen, Lebensweise. *Disematostoma Bütschlii* fand ich wie *Holophrya nigricans* in zahreichen Teichen und Tümpeln des Oberrheins weit verbreitet; sie kommt beispielsweise auch im Hafen von

Digitized by Google

Oppenheim bei Mainz in beträchtlicher Zahl vor. Gleich *Holophrya* ist es ein charakteristisches Mitglied des Winterplanctons und erlangt seine größte Häufigkeit in den Monaten November bis April; einzeln auch noch im Mai. Die Bewegungen sind außerordentlich rasch und unstet. Dabei ist das Infusor sehr gefräßig und meist mit kleinen Flagellaten (*Trachelomonas*, *Chrysococcus rufescens* Klebs usw.) vollgepfropft.

Im System dürfte *Disematostoma* seinen Platz bei den Holotrichen, und zwar in der Nähe von *Frontonia* und *Ophryoglena* erhalten. Es unterscheidet sich von beiden Gattungen, abgesehen von der eigenartigen Cilienstreifung, vor allem durch die große Mundöffnung mit den beiden ansehnlichen undulierenden Membranen.

10. *Bursaridium Schewiakowii* Lauterb.

1894. Lauterborn, S. 398.

(Taf. XLII, Fig. 18.)

Körper sehr groß, beutelförmig, hinten breit gerundet, vorn abgestutzt, sehr hyalin und zart. Peristomfeld mächtig entwickelt, trichterförmig bis hinter die Körpermitte eingesenkt, im hinteren Abschnitt nach rechts abbiegend. Ectoplasma sehr dick, stark radiär gestreift. Kern ellipsoidal bis schwach nierenförmig. Entoplasma grob schaumig, gewöhnlich von groben Nahrungskörpern (hier *Peridinium bipes* Stein) erfüllt.

Größe etwa 250 μ.

Vorkommen: Im freien Wasser eines Teiches bei Maudach (westlich von Ludwigshafen), nur im Winter, sehr einzeln.

Zu meinem Bedauern bin ich nicht imstande, die kurze Beschreibung von 1894 hier wesentlich zu ergänzen, da *Bursaridium* mir seit jener Zeit nicht mehr zu Gesicht kam. Ich muß darum auch bitten, die beigegebene Abbildung nur als Skizze zu betrachten, die den allgemeinen Habitus wiedergeben soll. Zum Wiedererkennen des Infusors dürfte sie indessen wohl genügen. Eine genauere Zeichnung anzufertigen war mir damals unmöglich, einmal weil das Infusor recht selten war, dann aber vor allem, weil es auf den allergeringsten Deckglasdruck sofort durch Zerfließen reagierte. Auch die Anwendung von Fixierungsmitteln versagte hier fast völlig: selbst Osmiumsäure, welche doch das zarte, recht empfindliche *Disematostoma* wenigstens leidlich erhielt, ergab hier nur recht mangelhafte Resultate, indem der äußerst wasserreiche Körper des Infusors zu einem Klumpen zusammenschrumpfte,

welcher mit der, ich möchte fast sagen ätherischen Erscheinung des lebenden Tieres kaum noch Ähnlichkeiten aufwies.

So unzulänglich auch aus den eben dargelegten Gründen die Beobachtungen noch sind, genügen sie doch wohl schon, um darzutun, daß wir es hier mit einer sehr interessanten Form zu tun haben, die im System ihren Platz bei den Gattungen *Bursaria* und *Thylakidium* Schewiakoff erhalten dürfte.

11. *Condylostoma caudatum* nov. spec.

(Taf. XLII, Fig. 20.)

Körper sehr langgestreckt, ähnlich *C. patens* O. F. M., aber hinten verschmälert und schwanzartig ausgezogen. Peristomfeld etwa $^1/_5$ der Körperlänge einnehmend.

Länge des Infusors 150—200 μ.

Vorkommen. Bisher nur im Diatomeenschlamm des fließenden Rheins, in Gesellschaft von *Amphitrema rhenanum* Lauterb., *Hyalosphaera Penardi* Lauterb. usw. Früher auch einmal bei Heidelberg beobachtet. Die Bewegungen sind sehr lebhaft.

Mit obiger kurzer Diagnose ist eine *Condylostoma*-Art charakterisiert, welche im allgemeinen Habitus von der bisher einzigen Süßwasserform der Gattung *C. vorticella* Ehrb. spec. völlig verschieden ist und weit mehr dem marinen *C. patens* O. F. Müller spec. ähnelt. Von letzterem unterscheidet sich *C. caudatum* aber durch sein stark verschmälertes schwanzartig ausgezogenes Hinterende.

12. *Discomorpha pectinata* Levander.

1894. Levander S. 55—61; Taf. III, Fig. 26—27.

(Taf. XLIII, Fig. 21—22.)

Unter diesem Namen[1] beschrieb Levander 1894 ein Infusor, welches er in einem Teiche bei Helsingfors (Finnland) aufgefunden und anfänglich wegen seiner äußerst bizarren Gestalt für eine Monstrosität gehalten hatte. Ich kenne diese eigenartige Form ebenfalls schon seit einer Reihe von Jahren, und zwar als einen der charakteristischsten Bewohner des faulenden organischen Schlammes und bin darum imstande, die Schilderung Levanders, der nur zwei Exemplare zugrunde lagen, nach einigen Richtungen hin zu erweitern und zu ergänzen.

Der Körper von *Discomorpha* ist von den Seiten her sehr stark

[1] In der Tafelerklärung S. 86 bezeichnet Levander das Infusor als *Discomorpha medusula*.

Digitized by Google

komprimiert, völlig starr und hyalin. In lateraler Ansicht[1] zeigt das Infusor annähernd die Gestalt einer Scheibe, welche auf einer Hälfte, die der Ventralseite zugekehrt ist, etwas verdickt erscheint, während die andre der Dorsalseite zugekehrte Hälfte sehr dünn ist und entlang des Dorsalrandes fast kielartige Zuschärfung zeigt. Die Umrißlinie des Körpers beschreibt bei dieser Ansicht fast dreiviertel eines ziemlich regelmäßigen Kreisbogens oder einer sehr breiten Ellipse. Dies gilt besonders von der Dorsallinie, welche in sehr gleichmäßiger Krümmung verläuft und sich am vorderen Körperende an einen langen, schwach ventral geneigten spitzen Zahn oder Dorn fortsetzt.

Die völlige Asymmetrie des Körpers nötigt uns, die beiden Körperseiten gesondert zu betrachten. Bei rechtsseitiger Ansicht, wie sie Fig. 21 vorzuführen sucht, sehen wir in einiger Entfernung vom Dorsalrande und diesem parallel eine leistenartige Linie verlaufen, welche den dünneren Kiel von dem mehr verdickten Teil der Scheibe sondert. Nahe dem vorderen Ende dieser Leiste hängt ein langer, starrer, leicht geschweifter Dorn nach unten und hinten. Gegen die Ventralseite zu entspringt hinten ein zweiter Dorn, welcher von einer breiten, annähernd dreieckigen Basis ausgeht und leicht gekrümmt weit über den Rand der Scheibe nach hinten vorragt.

Außer diesen Dornen erhebt sich von der Oberfläche der Scheibe im vorderen Drittel des Körpers noch ein sehr eigentümlicher Wulst, der konsolenartig vorspringt und in schwach bogenförmigem Verlaufe über den Ventralrand nach der linken Körperhälfte übergreift. Dieser Wulst wird von einer Anzahl erhöhter Querspangen umfaßt, welche dorsalwärts kleiner werden und alle an ihrem Rande wie krenuliert erscheinen. Von diesen Spangen entspringen reihenweise angeordnete sehr lange und dünne Cilien, welche in dieser Gesamtheit fast mähnenartig sich zusammenschließen.

Ganz verschieden hiervon ist das Bild der linken Körperseite (Fig. 22). Hier sehen wir zunächst den cilienbesetzten Wulst von einem nasenartigen Vorsprung des Ventralrandes noch ein Stück weit herüberziehen. Gegen die Mitte der Scheibe zu verschwindet er eine Strecke weit und bleibt nur noch durch eine Art Leiste angedeutet. Dann erscheint er wieder, vielleicht etwas weniger vorspringend als auf der

[1] LEVANDER bezeichnet die in meiner Fig. 21 abgebildete Ansicht als die »ventrale oder rechte (bzw. untere) Seite, Fig. 22 als die »dorsale oder linke (bzw. obere) Seite« des Tieres. Ich betrachte Fig. 21 und 22 als Ansichten der rechten und linken Körperseite; die Ventralseite ist durch die Lage des Mundes, die Dorsalseite durch den dünneren Kiel bezeichnet.

rechten Körperseite, aber sonst in typischer Ausbildung und zieht nur ganz leicht gebogen gegen die Dorsalseite hin. Von den hier aufsitzenden neun bis zehn Cilienspangen tragen zwei der vordersten kurze, gekrümmte nach hinten hängende unbewegliche Stacheln.

Außer auf dem Cilienwulste besitzt der Körper noch weitere isolierte Cilienbündel. So erscheint der Hinterrand gegen die Ventralseite zu eine ziemliche Strecke weit sehr fein krenuliert oder (wie das Zahnrädchen einer Uhr) gekerbt und hier mit langen dünnen Cilien dicht besetzt. Ein einzelnes schopfartiges Cilienbündel entspringt auf der linken Körperseite hinten nahe dem Dorsalrand.

Der feinere Bau des Ventralrandes ist nun recht schwer genauer zu enträtseln, da es kaum möglich ist direkte Ansicht zu erhalten. Unter dem Cilienwulst springt eine mit Cilien besetzte gekrümmte Höhlung in das Körperinnere vor. Weiter senkt sich von da aus eine taschenförmige Höhlung nach hinten ein, die als Mundöffnung anzusprechen ist. Sie trägt auf ihrem Grunde eine Anzahl parallel gerichteter, sehr kräftiger Cirren, die wie Zähne eines Kammes zusammenschließen und stoßende Bewegungen nach vorn ausführen.

Von der inneren Organisation wäre zunächst der Kern zu erwähnen. Der Macronucleus, dem Hinterende genähert, besitzt ellipsoidale Gestalt und ist erfüllt von einem feinmaschigen Gerüstwerk, welches mehrere Binnenkörper umschließt. Der Micronucleus ist relativ groß; er läßt in seinem Innern eine stärker färbbare dichtere centrale Partie unterscheiden und liegt in einiger Entfernung vom hinteren Kernpole.

Die contractile Vacuole liegt vor dem Kern und entleert ihren Inhalt durch einen längeren, etwas gekrümmten Kanal auf der Ventralseite nach außen, und zwar in der Gegend der Basis des hinteren Dornes. Der Kanal ist stets sichtbar und zeigt vor seiner Mündung eine deutliche ampullenartige Erweiterung. Bei der Entleerung zieht sich von dieser Ampulle zu der Vacuole eine deutliche Linie hin, die wohl einer Erweiterung des Kanales entspricht. Die contractile Vacuole füllt sich durch das Zusammenfließen kleinerer, wenig scharf begrenzter Vacuolen; der Zeitraum zwischen zwei Kontraktionen beträgt etwa 3 Minuten.

Von weiteren Inhaltsbestandteilen fallen noch eine Anzahl Nahrungsvacuolen in die Augen, die meist mit feinen Partikeln (Cellulosefasern?) erfüllt sind. Neben ihnen finden sich noch bald mehr, bald

Digitized by Google

weniger zahlreiche blasse Kugeln. Der ganze Dorsalrand wird von einer Reihe kleiner glänzender Kügelchen begleitet.

Länge 60—80 μ.

Vorkommen, Lebensweise, *Discomorpha pectinata* ist geradezu als eine Leitform für die sapropelische Lebewelt zu betrachten. Wenn ein derart eigenartiges Infusor so lange der Aufmerksamkeit der Protozoenforscher entgehen konnte, so liegt dies meiner Ansicht nach in erster Linie daran, daß *Discomorpha*, ebenso wie die Mehrzahl der andern sapropelischen Organismen nicht auf, sondern anaerob in dem faulenden organischen Schlamme lebt. Hier ist sie durchaus nicht so selten, wie man aus LEVANDERS Befunden vielleicht entnehmen könnte: man wird an geeigneten Fundstellen[1] nur selten eine Schlammprobe vergebens nach ihr durchsuchen. Die Fortbewegung des Infusors, die hauptsächlich durch die Cilien des Wulstes bedingt wird, ist ziemlich langsam und unregelmäßig.

13. *Saprodinium dentatum* Lauterb.

1901. LAUTERBORN S. 54 (*Discomorpha dentata* Lauterb.[1]

(Taf. XLII, Fig. 23—24.)

Der Körper ist starr, von den Seiten her ziemlich stark komprimiert, fast scheibenförmig, asymmetrisch. Der Dorsalrand, kielartig verschmälert, geht in gleichmäßiger Krümmung in den breit bogenförmig gerundeten Vorderrand über und endet hier in einen dünnen, spitzen Dorn, der annähernd parallel mit dem Körperrand ventral geneigt ist. Das etwas verdickte Hinterende (vgl. Fig. 24) ist auf beiden Körperhälften in meist je vier dreieckige Fortsätze ausgezogen, die in etwas geschweifte, sehr spitze Dornen auslaufen und großenteils auf etwas krenulierter Basis lange Cilienbündel tragen. Im vorderen Körperdrittel links ventralwärts eine ziemlich breite hohlkehlenartig vertiefte Rinne, welche sich über den Ventralrand nach der rechten Körperseite hinüberzieht und hier bogenförmig nach hinten verläuft. Der Boden der Rinne ist mit mehreren Reihen äußerst kleiner gitterförmig angeordneter polygonaler Felder bedeckt, in denen zahlreiche lange, dünne Cilien entspringen. Eine Reihe von Cilien verläuft auf der linken Körperseite entlang des ganzen Dorsalrandes; eine weitere etwas kürzere Reihe zieht hier etwa in Körpermitte etwas bogenförmig schief nach hinten.

Der Ventralrand ist mit mehreren zackenförmigen nach hinten

---

[1] Über deren Charakter und Lebensbedingungen vergleiche LAUTERBORN 1901 und 1906.

Digitized by Google

geneigten Vorsprüngen versehen. Der Mund liegt hier am Beginn der hinteren Körperhälfte und ist mit einer Anzahl gekrümmter kammartig zusammenstehender kräftiger Cirren bewehrt, die vorgestoßen werden können. Macronucleus meist in Zweizahl vorhanden, groß, kugelig, mit gleichmäßig feiner Struktur und mehreren Binnenkörpern. Micronucleus ziemlich groß, kugelig, zwischen beiden Kernkugeln gelegen. Contractile Vacuole kugelig, in der hinteren Körperhälfte etwas dorsal gelegen.

Größe: 80 μ lang, 72 μ breit.

Vorkommen, Lebensweise. Ähnlich wie bei *Discomorpha* ausschließlich sapropelisch, ziemlich einzeln. Bewegung hauptsächlich mit Hilfe der Cilien in der Furche, etwas rascher wie bei *Discomorpha*.

Ich habe dieses merkwürdige Infusor im Jahre 1901 der Gattung *Discomorpha* eingereiht, mit der es auch in der allgemeinen Körpergestalt sowie durch den vorderen Dorn manche Ähnlichkeit besitzt. Diesen Übereinstimmungen stehen aber auch beträchtliche Abweichungen gegenüber. Dahin gehört vor allem die Ausbildung einer cilientragenden Furche an Stelle des konsolenartigen Wulstes bei *Discomorpha* und dann vor allem die sehr eigenartige Bezahnung des Hinterrandes. In diesem Punkte erinnert unsre Gattung sehr an die von Roux aufgestellte Gattung *Epalxis*. Nur sind bei dieser — die Richtigkeit der von Roux gegebenen Schilderung und Abbildung vorausgesetzt — die Zähne stumpf-gerundet, dann fehlt vor allem die für *Saprodinium* so charakteristische Cilienfurche, weiter der vordere Dorn völlig. Auch die allgemeine Körpergestalt ist recht verschieden.

Unter diesen Umständen schien mir die Aufstellung einer neuen Gattung geboten, für welche ich hiermit den Namen *Saprodinium* vorschlage.

14. *Pelodinium reniforme* nov. gen. nov. spec.

(Taf. XLIII, Fig. 29—30.)

Körper nierenförmig, von den Seiten her ziemlich stark komprimiert, völlig starr, hyalin. Vorder- und Hinterrand sowie Dorsalrand gleichmäßig breit gerundet; Ventralseite etwas eingesenkt, mit zackigen Vorsprüngen. Auf der rechten Körperseite zieht sich parallel dem Vorderrand ein breites Band hin, welches mit zahnartiger Kontur den Ventralrand umzieht und dann noch ein kleines Stück weit auf die linke Körperhälfte übergreift. Dieses Band ist mit mehreren (fünf bis sechs) Reihen kleinster polygonaler Felder bedeckt, von denen sich zahlreiche dicht gedrängte, lange, dünne Cilien erheben. Am Hinterende

Digitized by Google

des Körpers befindet sich eine elliptische Einsenkung, welche durch einen in der Mitte vorspringenden stumpfen Fortsatz in zwei Hälften geteilt wird.

Beide Körperhälften tragen charakteristische Streifensysteme. Auf der rechten Seite (Fig. 29) verläuft vom Übergang des dorsalen in den ventralen Körperrand an ein leistenartiger, kräftiger Streifen in schwacher Biegung schief nach hinten, knickt dann plötzlich um und zieht fast gerade gegen den mittleren Vorsprung der hinteren Körpereinsenkung. Zwischen diesem Streifen und dem ventralen Körperrand verlaufen noch mehrere schwächere, hinten zusammenneigende gekrümmte Linien. Auf der linken Körperhälfte (Fig. 30) begrenzt ein stark gebogener Streifen das Stückchen übergreifenden Cilienbandes. Drei weitere Streifen ziehen gegen die Mitte zu in meridionaler Richtung verschieden weit von hinten nach vorn; der mittlere davon, vorn etwa bis zur Höhe des Cilienbandes ansteigend, erstreckt sich auch auf den mittleren Vorsprung der hinteren Körpereinsenkung.

Die Bewimperung setzt sich aus isolierten Reihen von langen Cilien zusammen. Auf der rechten Körperseite zieht sich dorsal von dem fast geraden mittleren Streifen eine lange Cilienreihe hin, eine zweite Reihe verläuft auf einem der geschweiften Streifen gegen die Ventralseite zu. Außerdem wird der ganze Hinterrand ziemlich weit nach vorn zu mit langen Cilien umsäumt. Auf der linken Körperhälfte sind die drei medianen Streifen ventral von Cilienreihen begleitet; der dorsale und mittlere davon in ihrer ganzen Ausdehnung, der mehr ventrale nur hinten.

Der Mund liegt ungefähr in der Mitte der Ventralseite und ist wie bei den beiden vorhergehenden Gattungen mit einer Anzahl langer kräftiger Cirren besetzt, die wie Zähne eines Kammes nebeneinander gereiht sind und noch über die Mundöffnung vorgestoßen werden können.

Macronucleus in Zweizahl vorhanden, kugelig, mit gleichmäßig feiner Struktur und mehreren »Binnenkörpern«, Micronucleus ziemlich groß, kugelig, mit dichterer centraler Partie. Die contractile Vacuole kugelig, dem Hinterrand genähert, anscheinend durch einen Kanal in die Einsenkung am Hinterende ausmündend.

Größe: 40—50 μ.

Vorkommen, Lebensweise. Sapropelisch, bisweilen ziemlich zahlreich. Bewegung rascher als bei *Discomorpha*.

Die hier neu aufgestellte Gattung erinnert in ihrem allgemeinen Habitus etwas an die Gattung *Microthorax* Engelmann, speziell *M. pu-*

Digitized by Google

sillus Engelm. Ein Vergleich meiner Fig. 29 u. 30 mit den Abbildungen, die BLOCHMANN (1895, Taf. VI, Fig. 193) und ROUX (1901, Taf. IV, Fig. 1) von *M. pusillus* gegeben haben, dürfte indessen bald dartun, daß trotz einzelner Ähnlichkeiten (Körperumrisse, zerstreute Cilienreihen, Einsenkung am Hinterende) daneben doch so viele grundlegende Differenzen bestehen — vor allem in bezug auf die Mundbildung, Ausbildung des vorderen Cilienbandes bei *Pelodinium* —, daß von einer näheren Verwandtschaft kaum die Rede sein kann.

Überblicken wir nun noch einmal die hier geschilderten Gattungen *Discomorpha, Pelodinium, Saprodinium*, so erkennen wir, daß dieselben trotz der Verschiedenheit des Körperumrisses, Anordnung der Cilien, Ausbildung von Dornen und Stacheln usw., daneben doch eine ganze Reihe gemeinsamer Eigentümlichkeiten aufweisen, die sie als nahe verwandt charakterisieren. Auch die Gattung *Epalxis* Roux gehört wohl hierher[1].

Versuchen wir aber diese Gattungen im System der Protozoen unterzubringen, so stoßen wir auf große Schwierigkeiten; sie passen in keine Familie hinein, wenn auch gewisse Anklänge an die Familie der Gyrocoridae (speziell Caenomorpha) und der Microthoracidae bestehen mögen. Ich glaube, es bleibt kein andrer Ausweg, als für die Gattungen *Discomorpha, Saprodinium, Pelodinium, Epalxis* eine neue Familie aufzustellen, die man wegen der höchst charakteristischen Mundbewaffnung Ctenostomidae nennen könnte. Die Familiendiagnose hätte etwa wie folgt zu lauten:

Fam. Ctenostomidae nov. fam.

Körper seitlich stark komprimiert, asymmetrisch, völlig starr, meist mit stachelartigen Fortsätzen. Mund auf der Ventralseite, mit einer Anzahl dicht wie die Zähne eines Kammes zusammenschließender kräftiger Cirren. Bewimperung reduziert, in Gestalt isolierter Reihen von langen dünnen Cilien. Macronucleus in Ein- oder Zweizahl (selten mehr) kugelig bis ellipsoidal, mit feinmaschigem Gerüstwerk und einer Anzahl »Binnenkörper«. Micronucleus ziemlich groß, kugelig. — Lebensweise sapropelisch. —

---

[1] Ich halte es nicht für unmöglich, daß die bisher nur ungenügend untersuchte Gattung *Drepanomonas* Fresenius (Abbildung bei BÜTSCHLI 1889 Taf. LXIV, Fig. 14) verwandtschaftliche Beziehungen zu den hier aufgezählten Formen haben dürfte.

Digitized by Google

In folgendem gebe ich noch eine Bestimmungstabelle der bis jetzt bekannten Gattungen der Familie nach rasch orientierenden Merkmalen:

1) Vorderende des Körpers mit spitzem, ventral geneigten Dorn 2.
1a) Vorderende des Körpers ohne solchen Dorn . . . . . 3.
2) Hinterende breit gerundet, nahe dem Vorderrand ein mit Cilien dicht besetzter Wulst, auf der rechten Körperseite zwei anliegende dolchartige Dornen: . . . . . . *Discomorpha.*
2a) Hinterende in etwa acht, auf breiter dreieckiger Basis sich erhebende Dornen ausgezogen; nahe dem Vorderrand eine breite mit Cilien besetzte Furche . . . . *Saprodinium.*
3) Hinterende mit einer durch einen stumpfen Vorsprung zweigeteilten Einsenkung; in der Nähe des Vorderrandes ein breites Cilienband . . . . *Pelodinium.*
3a) Hinterende in etwa acht ansehnliche stumpfe Fortsätze ausgezogen; vorn ohne Cilienband . . . . *Epalxis.*

15. *Sphaerophrya soliformis* nov. nom.

1901. Lauterborn S. 54 (*S. sol.*).

(Taf. XLI, Fig. 10.)

Freilebend. Körper kugelig, größer als bei allen übrigen Arten der Gattung. Tentakel sehr zahlreich, dicht gedrängt, kurz, nur etwa $^1/_3$ bis $^1/_4$ des Körperdurchmessers erreichend, von etwas verbreiterter Basis entspringend, sehr dünn und nur ganz schwach geknöpft. Inneres des Körpers dicht mit dunkleren Kugeln erfüllt. Kern ellipsoidal.

Durchmesser des Körpers: 100 μ.

Vorkommen und Lebensweise. Sapropelisch, immer einzeln.

Die vorliegende Art hatte ich 1901 zuerst als *Sph. sol* beschrieben; später ergab sich jedoch, daß dieser Name bereits früher für eine andre Art der Gattung verwendet worden war, ohne allerdings zur allgemeinen Anwendung gekommen zu sein (*Sph. sol* Metschnikoff, 1864 = *Sph. pusilla* Claparède u. Lachmann 1859). Ich habe darum den Artnamen etwas geändert.

Wie der Artname andeuten soll, besitzt diese Suctorie namentlich bei schwacher Vergrößerung eine sehr weitgehende äußere Ähnlichkeit mit einem Heliozooum, die in erster Linie durch die sehr dünnen und wenig geknöpften kurzen Tentakel bedingt ist.

Diese Eigentümlichkeit sowie die relativ beträchtliche Größe unterscheiden *Sph. soliformis* leicht von allen übrigen Arten der Gattung.

Literaturverzeichnis.

1906. C. Awerinzew, Rhizopoda testacea. 351 S. 5 Taf. (Russisch.)

1895. F. Blochmann, Die mikroskopische Tierwelt des Süßwassers. Bd. I. Protozoa. 4°. 7 Taf.

1889. O. Bütschli, Protozoa.

1876. L. Cienkowsky, Über einige Rhizopoden und verwandte Organismen. In: Archiv f. mikr. Anatomie. Bd. XII (1876) S. 15.

1877. G. Entz, Über die Rhizopoden des Salzteiches zu Szamosfalva. In: Naturhist. Hefte des Nat.-Museums Budapest. Heft 1.

1898. D. Joukowsky, Beiträge zur Frage nach den Bedingungen der Vermehrung und des Eintrittes der Konjugation bei den Ciliaten. In: Verhandl. Naturhist.-Med. Vereins Heidelberg. N. F. Bd. VI (1898).

1894. R. Lauterborn, Über die Winterfauna einiger Gewässer der Oberrheinebene. Mit Beschreibungen neuer Protozoen. In: Biolog. Centralblatt. Bd. XIV (1894). S. 390—398.

1895a. — Protozoenstudien. 1. Kern- und Zellteilung von Ceratium hirundinella. In: Diese Zeitschr. Bd. LIX (1895). S. 167—190. Mit 2 Taf.

1895b. — Protozoenstudien. 2. Paulinella chromatophora nov. gen. nov. spec., ein beschalter Rhizopode des Süßwassers mit blaugrünen chromatophorenartigen Einschlüssen. In: Diese Zeitschr. Bd. LIX (1895). S. 537—544. Mit 1 Taf.

1895c. — Protozoenstudien. 3. Über eine Süßwasserart der Gattung Multicilia Cienkowsky (M. lacustris nov. spec.) und deren systematische Stellung. In: Diese Zeitschr. Bd. LX (1895). S. 236—248. Mit 1 Taf.

1896. — Diagnosen neuer Protozoen aus dem Gebiete des Oberrheins. In: Zoolog. Anzeiger. 1896. S. 14—18.

1899. — Protozoenstudien. 4. Flagellaten aus dem Gebiete des Oberrheins. In: Diese Zeitschr. Bd. LXV (1899). S. 369—391.

1901. — Die »sapropelische« Lebewelt. In: Zoolog. Anzeiger. Bd. XXIV (1901). S. 50—55.

1906. — Zur Kenntnis der sapropelischen Flora. In: Allgem. Botan. Zeitschrift. 1906.

1894. K. M. Levander, Beiträge zur Kenntnis einiger Ciliaten. In: Acta soc. pr. Fauna et Flora fennica. Bd. IX (1894). S. 1—84. 3 Taf.

1903. H. N. Maier, Über den feineren Bau der Wimperapparate der Infusorien. In: Archiv f. Protistenkunde. Bd. II (1903).

1883. E. Maupas, Contribution à l'étude morphologique et anatomique des infusoires ciliés. In: Archive zool. et expériment. gen. 2ieme série. Bd. I (1883).

1902. E. Penard, Faune rhizopodique du Bassin du Léman. Genève 1902. 707 p. 4°.

1903. — Sur quelques Protistes voisins des Heliozoaires ou des Flagellates. In: Archiv f. Protistenkunde. Bd. II (1903). p. 283—304.

1905. — Les Sarcodinés des Grands Lacs. Genève 1905. 133 p.

Digitized by Google

1901. S. PROWAZEK, Zelltätigkeit und Vitalfärbung. In: Zoolog. Anzeiger. Bd. XXIV (1901).

1901. J. ROUX, Faune infusorienne des eaux stagnantes des environs de Genève. 4°.

1896. W. SCHEWIAKOFF, Infusoria Aspirotricha (Holotricha auctorum). 4°. Mit 4 Taf. In: Mém. Académ. impériale des Sciences de St. Pétersbourg. Bd. IV (1896). No. 1. 395 u. 13 p. (Russisch.)

1906. H. SCHOUTEDEN, Les Rhizopodes testacés d'eau douce d'après la Monographie du prof. A. AWERINZEW. In: Annales de Biologie lacustre. Tome I (1906). p. 327—382.

1906. — Les Infusoires aspirotriches d'eau douce. In: Annales de Biologie lacustre. Tome I (1906). p. 383—468.

1905. A. SCHUBERG, Über Cilien und Trichocysten einiger Infusorien. In: Archiv f. Protistenkunde. Bd. VI (1905). S. 61—110. Mit 2 Taf.

1901. H. WALLENGREN, Inanitionserscheinungen der Zelle. In: Zeitschr. f. allgem. Physiologie. Bd. I (1901).

Erklärung der Abbildungen.

Tafel XLI.

Fig. 1—2. *Hyalospheina Penardi* Lauterb. Vergr. etwa 350.
Fig. 1. Ansicht von der Breitseite.
Fig. 2 von der Kante.

Fig. 3. *Pamphagus armatus* Lauterb. Vergr. etwa 700.
Opt. Durchschnitt.

Fig. 4—5. *Amphitrema rhenanum* Lauterb. Vergr. etwa 1000.
Die beiden Exemplare zeigen die Variationsbreite der Gehäuse.

Fig. 6—9. *Microcometes paludosus* Cienkowsky. Vergr. etwa 1100.
Fig. 6. Exemplar mit ausgestreckten Pseudopodien.
Fig. 7. Exemplar mit stark reduziertem Weichkörper.
Fig. 8. Aus dem in Fig. 7 abgebildeten Exemplar ausgeschlüpfter, bereits festsitzender Teilsprößling, der im Begriff ist, ein neues Gehäuse abzuscheiden. Nur eine Pseudopodienöffnung entwickelt.
Fig. 9. Gehäuse mit Cyste.

Fig. 10. *Sphaerophrya soliformis* Lauterb. Vergr. etwa 300.

Fig. 11—12. *Holophrya (Prorodon) nigricans* Lauterb.
Fig. 11. Seitliche Ansicht.
Fig. 12. Ansicht auf den vorderen Pol und den Mund. Der Ring entspricht der äußeren Mundöffnung, der davon umschlossene unregelmäßige Spalt der Stelle, wo der Mundtrichter in das Entoplasma übergeht, die radiäre feine Streifung dem Mundtrichter. Anordnung der Cilienfelder halbschematisch. Vergr. Fig. 11—12 etwa 500.

Fig. 13. *Disematostoma Bütschlii* Lauterb. Inneres. Vergr. etwa 500.

Digitized by Google

Tafel XLII.

Fig. 14—15. *Disematostoma Bütschlii* Lauterb.

Fig. 14. Ventrale Oberfläche mit Verlauf der Cilienstreifen.

Fig. 15. Dorsale Oberfläche mit Verlauf der Cilienstreifen, die alle nach der kielartigen Reihe polygonaler Felder vom Hinterende gegen die Mitte konvergieren. Halbschematisch.

Fig. 15a. Mundöffnung von *Disematostoma* in seitlicher Ansicht mit den beiden großen fein quergestreiften undulierenden Membranen.

Fig. 16—17. Einzelne Cilienfelder von *Disematostoma* sowie *Holophrya nigricans* bei sehr starker Vergrößerung, Fig. 16 in Flächenansicht, Fig. 17 im optischen Durchschnitt an der Randpartie des Körpers. Man erkennt die flach kästchenartige Gestalt der Cilienfelder.

Fig. 18. *Bursaridium Schewiakowi* Lauterb. Skizze!

Fig. 19. *Chaenia limicola* Lauterb. Vergr. etwa 350.

Fig. 20. *Condylostoma caudatum* Lauterb. Vergr. etwa 110.

Fig. 21—22. *Discomorpha pectinata* Levander. Vergr. etwa 1000.

Fig. 21. Ansicht der rechten Körperseite.

Fig. 22. Ansicht der linken Körperseite.

Fig. 23—24. *Saprodinium dentatum* Lauterb. Vergr. etwa 700.

Fig. 23. Ansicht der linken Körperseite.

Fig. 24. Schematischer Längsschnitt senkrecht zur Breitseite.

Fig. 25. *Dactylochlamys pisciformis* Lauterb. Ansicht der Oberfläche, mit den Spiralleisten und ihren stummel- bis fingerförmigen Fortsätzen. Vergr. etwa 900.

Tafel XLIII.

Fig. 26. *Dactylochlamys pisciformis* Lauterb. Optischer Querschnitt durch das Körperinnere. Vergr. etwa 900.

Fig. 27—28. *Pelamphora Bütschlii* Lauterb. Vergr. etwa 900.

Fig. 27. Optischer Querschnitt durch das Körperinnere.

Fig. 28. Oberfläche des Körpers mit der Cilienstreifung.

Fig. 29—30. *Pelodinium reniforme* Lauterb.

Fig. 29. Ansicht der rechten Körperseite.

Fig. 30. Ansicht der linken Körperseite.

Digitized by Google

Vergleich des Nervensystems der Octocorallia mit dem der Hexacorallia.

Von

Nicol. Kassianow.

(Nachtrag zu N. KASSIANOW, Untersuchungen über das Nervensystem der Alcyonaria.)

Es wird wohl ein solcher Vergleich nicht ohne Interesse sein. Die *Hexacorallia* haben sich in bezug auf die genaue histologische Forschung größerer Aufmerksamkeit zahlreicher Naturforscher erfreut, wohl infolge ihrer Größe, und aus diesem Grunde sind an ihnen zum Teil weitgehendere Befunde gemacht worden.

Außer der grundlegenden Arbeit von O. und R. HERTWIG[1], und den Arbeiten von HEIDER[2] sind in neuerer Zeit noch die Arbeiten von HAVET[3] und WOLFF[4] erschienen.

In dieser letzteren Arbeit, welche in demselben Jahre (1903) wie

[1] 1879, 1880. O. und R. HERTWIG, Die Actinien, anatomisch und histologisch mit besonderer Berücksichtigung des Neuromuskelsystems untersucht. Jenaische Zeitschrift f. Naturw. Bd. XIII, N. F. 6, 1879; Bd. XIV, N. F. 7, 1880.

[2] 1877. A. v. HEIDER, Sagartia troglodytes Gosse, ein Beitrag zur Anatomie der Actinien. Sitzungsber. d. k. Akad. d. Wiss. Wien. N.-m. Kl. 1. Abth. Bd. LXXV.

1879. — Cerianthus membranaceus Haime. Ein Beitrag zur Anatomie der Actinien. Sitzungsber. d. k. Akad. d. Wiss. Wien. N.-m. Kl. 1. Abth. Bd. LXXIX.

1881. — Die Gattung Cladocora Ehrenb. Sitzungsber. d. k. Akad. d. Wiss. Wien. N.-m. Kl. 1. Abth. Bd. LXXXIV.

1886. — Korallenstudien. Diese Zeitschr. Bd. XLIV.

1895. — Zoanthus chierchiae n. sp. Diese Zeitschr. Bd. LIX.

1899. — Über Zoantheen. Diese Zeitschr. Bd. LXVI.

[3] 1901. J. HAVET, Contribution à l'étude du système nerveux des Actinies. La Cellule. Tome XVIII. 2d Fascicule.

[4] 1903. M. WOLFF, Das Nervensystem der polypoiden Hydrozoa und Scyphozoa. Ein vergleichend-physiologischer und anatomischer Beitrag zur Neuronlehre. Zeitschr. f. allgem. Physiologie. Bd. III.

Digitized by Google

meine vorläufige Mitteilung über die *Alcyonarien* erschienen ist, versucht der Autor ein vollständiges Bild von dem Nervensystem der Hydro- und Scyphopolypen[1] zu entwerfen, und zwar sucht er auf etwas andrem Wege zum Ziele zu kommen, als ich es in bezug auf *Alcyonaria* zu erreichen bestrebt war. Er will nämlich ein möglichst vollständiges Bild von dem Actiniennervensystem konstruieren, indem er die histologischen Angaben der früheren Forscher (hauptsächlich O. und R. Hertwig, Heider, Appellöf, Carlgren) und seine eignen Resultate mit den Resultaten der physiologischen Experimente, die von ihm und andern Forschern (hauptsächlich von O. und R. Hertwig und Nagel) angestellt wurden, kombiniert. Aus dieser Zusammenstellung Wolffs, sowie aus dem direkten Vergleiche der Arbeiten von O. und R. Hertwig, Heider und Havet, sehen wir, daß das Nervensystem der *Hexacorallia* (hauptsächlich das der Actinien) dem der *Alcyonaria* sehr ähnlich ist, wie es anders auch nicht zu erwarten war. Bei beiden Anthozoengruppen ist es sowohl ectodermal als entodermal. Bei Actinien wurde das entodermale Nervensystem in viel ausgiebigerer Weise nachgewiesen, als ich es bei den *Octocorallia* erreichen konnte. Dieser Umstand kann dadurch erklärt werden, daß die Actinien größeren Umfang erreichen, also der Untersuchung weniger Schwierigkeiten verursachen, und zweitens auch dadurch, daß man hier die neueren elektiven Färbungs- und Imprägnationsmethoden angewandt hat. Vielleicht aber besitzen die Actinien auch in der Tat ein stärker entwickeltes entodermales Nervensystem, was damit im Zusammenhang stehen könnte, daß sie auch eine reichere Entfaltung der Entodermfläche in vielen Septen und Gastralfilamenten, Muskeln und Acontien aufweisen. Bei Actinien besitzt das entodermale Nervensystem nicht nur einen wohlentwickelten Plexus von Ganglienzellen, sondern es sind hier auch Sinneszellen konstatiert worden, und zwar zuerst von O. und R. Hertwig für die Septen und Mesenterialfilamente. Das Vorhandensein einer starken Nervenschicht in den Gastralfilamenten der Actinien bestätigt unsre Vermutung, daß auch bei den *Alcyonaria* in diesen Organen Nervenzellen nicht fehlen werden. Die Nervenschicht in den Gastralfilamenten derjenigen Septen, welche an das Schlundrohr sich ansetzen, soll nach der Meinung der Gebrüder Hertwig unter anderm auch der Verbindung des ectodermalen und entodermalen Nervensystems dienen. Wolff will diese Nervenschicht direkt als Homologon

---

[1] Von Scyphopolypen nur Hexacorallia und zwar hauptsächlich Actinien; über Octocorallia und Antipatharia gibt der Autor nur Aufzählungen und zwar unvollständige der Literaturangaben.

des Sympathicus der höheren Metazoen auffassen. Da ich bei *Alcyonium* keine distinkte Nervenschicht weder in den Gastralfilamenten, noch im proximalen Teil des Schlundrohres fand, habe ich die Vermutung ausgesprochen, daß eine solche Verbindung beider Nervensysteme bei *Alcyonium* vielleicht hauptsächlich vom oberen Teil des Schlundrohres und von der Mundscheibe aus durch die Gallerte der Septen stattfinde.

Besonders reich an Nervenzellen erscheint das Entoderm bei *Metridium* nach HAVET. Hier findet er Sinneszellen nicht nur in den Septen und Gastralfilamenten, sondern überall im Entoderm (auch der Tentakel) zerstreut.

Ob aber die Actinien vielleicht das mesodermale, der Gallerte zugehörige Nervensystem, welches bei *Alcyonium* nicht zu finden war, besitzen? Die Brüder HERTWIG fanden keine Nervenzellen in der Gallerte, ebensowenig WOLFF, welcher aus diesem Grunde die positiven diesbezüglichen Angaben HEIDERS bezweifelt. Diese Angaben (HEIDER, 1879 und 1895) scheinen auch mir zweifelhaft. Dagegen will HAVET (1901), dessen umfangreiche Untersuchungen WOLFF nicht zu kennen scheint, durch die Gallerte von *Metridium* feine Fasern vom Ectoderm zum Entoderm ziehend gesehen haben. Wenn feine Fasern in der Tat so durchgingen, so würde dies unsre Vermutung über eine derartige Verbindung des ectodermalen und entodermalen Nervensystems bestätigen. Doch erwecken die Angaben von HAVET über das Vorkommen von Ganglienzellen in der Gallerte in mir den Zweifel, daß dieser Autor doch vielleicht Ganglienzellen des Ectoderms in etwas schiefen Schnitten durch das Epithel auf der Gallerte ausgebreitet gesehen und daraus den falschen Schluß gezogen hat, daß dieselben innerhalb der Gallerte liegen und daß er somit einen ähnlichen Fehler begangen hat wie ASHWORTH.

Ein Vergleich der Entwicklung und Ausdehnung des ectodermalen Nervensystems bei *Hexacorallia* und *Alcyonaria* zeigt uns folgendes. In beiden Anthozoengruppen ist dies Nervensystem hauptsächlich auf den Tentakeln, auf der Mundscheibe und im ectodermalen Epithel des Schlundrohres entwickelt.

Das Mauerblatt zeigt auch bei den *Hexacorallia* schwächere Entwicklung des Nervensystems, obwohl bei ihnen, wohl im Zusammenhang mit der freien Lebensweise, auch die Fußscheibe Nervenzellen besitzen kann Das Nervensystem des Mauerblattes haben hauptsächlich HEIDER (1886) für *Dendrophyllia ramea*, APPELLOEFF für *Ptychodactis*, CARLGREN für *Protanthea*, HAVET für *Metridium* und WOLFF für *Heliactis* nachge-

Digitized by Google

wiesen. Bei *Cerianthus* und bei *Gonactinia* (CARLGREN), wo das Mauerblatt eine recht stark entwickelte Muskelschicht besitzt, ist die Nervenschicht auch im Mauerblattectoderm kräftig entwickelt. Also auch bei *Hexacorallia* läßt sich ein enger Zusammenhang zwischen Muskel- und Nervensystemen konstatieren.

Die Sinneszellen sind bei den *Hexacorallia* ebenfalls hauptsächlich auf Tentakel und Mundscheibe verteilt. Doch haben CARLGREN im Mauerblatt von *Protanthea* und HAVET im Mauerblatt und der Fußscheibe von *Metridium* Sinneszellen gefunden. Nach HAVET soll die Fußscheibe von *Metridium* sogar besonders große und verzweigte Sinneszellen aufweisen. Auch die physiologischen Experimente zeigen, daß einige Actinien (*Adamsia, Aiptasia*) auch vom Fußrande aus erregbar sind (NAGEL[1]). Im allgemeinen ist aber das Mauerblatt sehr wenig empfindlich und zwar höchstens für mechanische Reize (NAGEL, WOLFF).

Auch bei den *Hexacorallia* ist auf der Mundscheibe die Nervenschicht besonders stark entwickelt. Die Brüder HERTWIG fanden, was von WOLFF bestätigt wird, daß die Mundscheibe nicht nur zahlreichere, sondern auch größere Ganglienzellen als die übrigen Körperstellen besitzt, was ich allerdings bei *Alcyonium* nicht finden konnte. HAECKEL und WOLFF wollen die Mundscheibe als nervöses Centralorgan auffassen und erachten diesen Mundscheibenplexus für homolog dem Schlundringe der Evertebraten (diesen Schlundring will WOLFF weiter mit dem Medullarrohr der Vertebraten homologisieren). Ohne näher darauf einzugehen, inwieweit diese Homologisierung zurzeit berechtigt erscheint, muß ich bezüglich *Alcyonium* bemerken, daß es hier schwer ist, ein Centralorgan festzustellen. Es könnte als ein solches auch der obere Teil des Schlundrohres samt der Nervenschicht desjenigen Teiles des Schlundrohrepithels, welcher aus der Mundöffnung heraustritt und sich um den Mund ringförmig ausbreitet, erachtet werden. Und zwar wäre dies ein motorisches Centralorgan. Die Bewegung der Tentakel steht ja hauptsächlich im Dienste der Nahrungsaufnahme und letztere wird durch die Mundöffnung bewirkt; also geht die Coordination der Tentakelbewegungen wohl von der Nervenschicht des Schlundrohres aus. Die Mundscheibe und die Tentakeln wären dann hauptsächlich als reizpercipierende Organe aufzufassen.

Das Schlundrohr scheint in beiden Anthozoengruppen ganz ähnlich gebaut zu sein; aber die Nervenschicht ist bei den Actinien auch im proximalen Teil des Schlundrohres wohlentwickelt. Die Brüder HERTWIG

[1] W. A. NAGEL, Experimentelle sinnesphysiologische Untersuchungen an Coelenteraten. In: Archiv für die gesamte Physiologie. Bd. LVII. 1894. S. 530.

betrachten diese Schicht als secretorisch wirksam. Ich habe aber in bezug auf *Alcyonium* die Vermutung ausgesprochen, daß sie außerdem vielleicht auch motorisch tätig ist, indem sie die Septalmuskeln durch die Gallerte hindurch innerviert. Sehr interessant sind die Resultate einiger Experimente von NAGEL[1], welche beweisen, daß die Umgebung des Mundes (die Mundlippen) weder für Geschmacks — noch für mechanische Reize empfindlich ist. Man kann auf den Mund einer Actinie (*Adamsia, Actinia, Heliactis*) ein Stück ihrer liebsten Nahrung legen und das Tier reagiert darauf gar nicht. »Erst wenn die Tentakel von dem mechanischen oder chemischen Reiz der Speise getroffen werden, ergreift das Tier diese und bringt sie in seinen Verdauungsraum« (S. 531). NAGEL bemerkt weiter, daß »dieses sonderbare Verhalten von der ausschließlichen Lokalisation des Geschmacksinnes in den Tentakeln herrührt«. »Die den Mund umgebenden Wülste sind gegen Berührung, Reibung und Stiche ganz unempfindlich, insofern wenigstens keine augenblickliche Reaktion durch diese Eingriffe ausgelöst wird.« Dagegen löst ein Reiz, welcher die Mundscheibe weiter vom Mund entfernt trifft, sehr energische Kontraktionen und Bewegungen des ganzen Tieres aus. Dieses auf den ersten Blick sonderbare Verhalten ist wohl leicht zu erklären. Ich nehme an, daß die Mundlippen der Actinien ebenso gebaut sind, wie diejenigen der *Alcyonaria*, d. h. daß sie vom Epithel des Schlundrohres bekleidet sind, welches aus der Mundöffnung heraustritt und auf der Mundscheibe um den Mund ringartig sich ausbreitet. Dieses Schlundrohrepithel ist aber ganz anders gebaut, als das der Mundscheibe. Es hat weder Nesselzellen noch Muskelfasern; es besteht hauptsächlich aus zweierlei cilientragenden Zellen, Stützzellen und Zellen, welche in feine Fasern auslaufen. Man findet hier auch keine der für Mundscheibe und Tentakel charakteristischen Sinneszellen. Es ist deshalb auch nicht wunderbar, wenn die Mundlippen auf die mechanischen Reize nicht reagieren, wenigstens nicht in der Art wie die Mundscheibe und die Tentakel. Interessant ist in bezug darauf die Angabe von G. H. PARKER (1896. The reactions of *Metridium* to food and other substances. Bull. Mus. Harward Coll. Vol. XXIX), »daß Reizung der Lippen und der Tentakel außer der Sphinkterkontraktion peristaltische Bewegungen des Schlundrohres auslöst« (zitiert nach WOLFF). Also die Mundlippen können doch, wenn auch in beschränktem Maße, auf äußere Reize reagieren, aber sie reagieren infolge andrer Struktur ihres Epithels und andrer Bestimmung desselben anders als die Mundscheibe. Jedenfalls

[1] W. A. NAGEL, Archiv für die gesamte Physiologie. Bd. LVII. 1894.

Digitized by Google

fungiert als reizpercipierender Teil des Nervensystems hauptsächlich Mundscheibe und Tentakel. Die Nervenschicht des Schlundrohrepithels hat also secretorische und, wie ich vermute, motoriche Erregungen auszuführen.

Als Sinnesorgane sind nach NAGELS[1] Experimenten hauptsächlich die Tentakel aufzufassen und zwar als Sinnesorgane gemischter Natur. NAGEL behauptet, daß »keine Sinnestätigkeit bei Actinien existiert, welche nicht durch die Tentakel vermittelt werden könnte«. Sie sind, und zwar sie allein, für Wärmereize empfindlich und als Geschmacksorgane tätig, während die Mundscheibe, die Mundlippen und das Mauerblatt für diese Reizqualitäten sich unempfindlich erweisen. Die Sinneszellen der Mundscheibe dienen wohl hauptsächlich zur Aufnahme mechanischer Reize.

Bei Actinien ist, vermute ich, der Nervenplexus gleichmäßiger auf die orale und aborale Tentakelfläche verteilt als bei *Alcyonaria*. Bei den letzteren sind es die Tentakelfiederchen, welche den Tentakel anders gestalten und ihn anders funktionieren lassen. Überhaupt finden wir meiner Ansicht nach in beiden Anthozoengruppen zwei Richtungen in der Ausbildung des Tentakelapparates realisiert. Die Actinien nämlich suchen ihre Tentakelfläche durch die Länge der Tentakel und durch die Vermehrung ihrer Zahl zu vergrößern; die *Octocorallia* dagegen beschränken die Zahl ihrer Tentakel auf acht (die Achtzahl hat sich für sie, vielleicht in Zusammenhang mit dem Koloniewesen als Optimum erwiesen, da sie ausnahmslos bei allen Vertretern dieser Gruppe vorkommt), entwickeln aber dafür Tentakelfiederchen, um auf diesem Wege die reizpercipierende Fläche und die Fangfähigkeit der Tentakel zu vergrößern. Die Tentakelachse ist deshalb kürzer, nicht so wurmartig beweglich wie bei den Actinien, und ihre orale Fläche bekam deshalb größere Bedeutung als die aborale[2].

WOLFF schließt aus den Experimenten von NAGEL und seinen eignen, daß sich der Reiz auf der Mundscheibe nicht nach allen Richtungen mit derselben Leichtigkeit fortpflanzt. Wenn man die Mundscheibe an der Basis irgendeines Tentakels reizt, so kontrahiert sich bei gewisser Intensität des Reizes nur der betreffende Tentakel. Es muß ein

[1] W. A. NAGEL, Archiv für die gesamte Physiologie. Bd. LVII. 1894. S. 534.

[2] Es gibt aber auch einige sechsstrahlige Anthozoa, hauptsächlich diejenigen, welche zu der Gruppe der Stichodactylinae (ANDRES) gehören (z. B. Megalactis, Thalassianthus, Heterodactylia, Phymanthus, Helacerus), und Dendrobrachia unter den Antipatharia, welche ebenfalls mehr oder weniger regelmäßig gefiederte Tentakel besitzen.

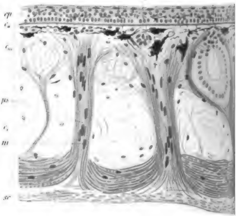
LC

Druck von Breitkopf & Härtel in Leipzig.

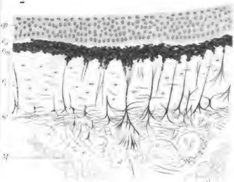
Digitized by Google

1

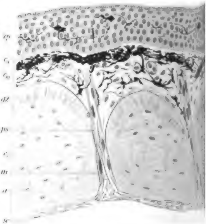
5



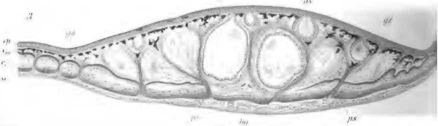
2



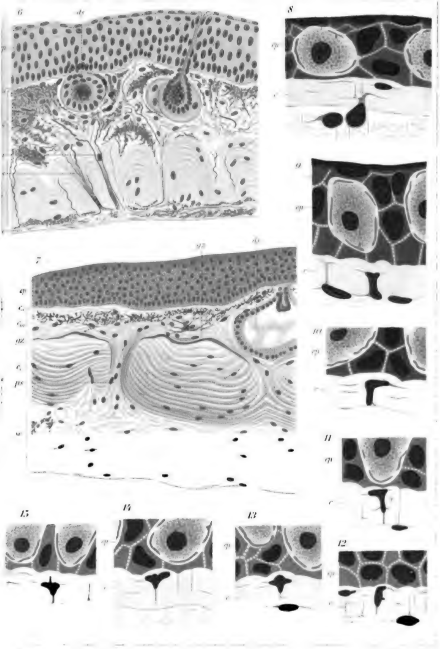
4



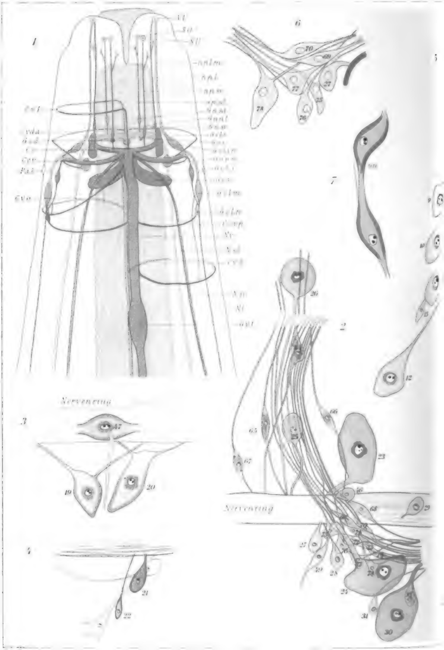
3



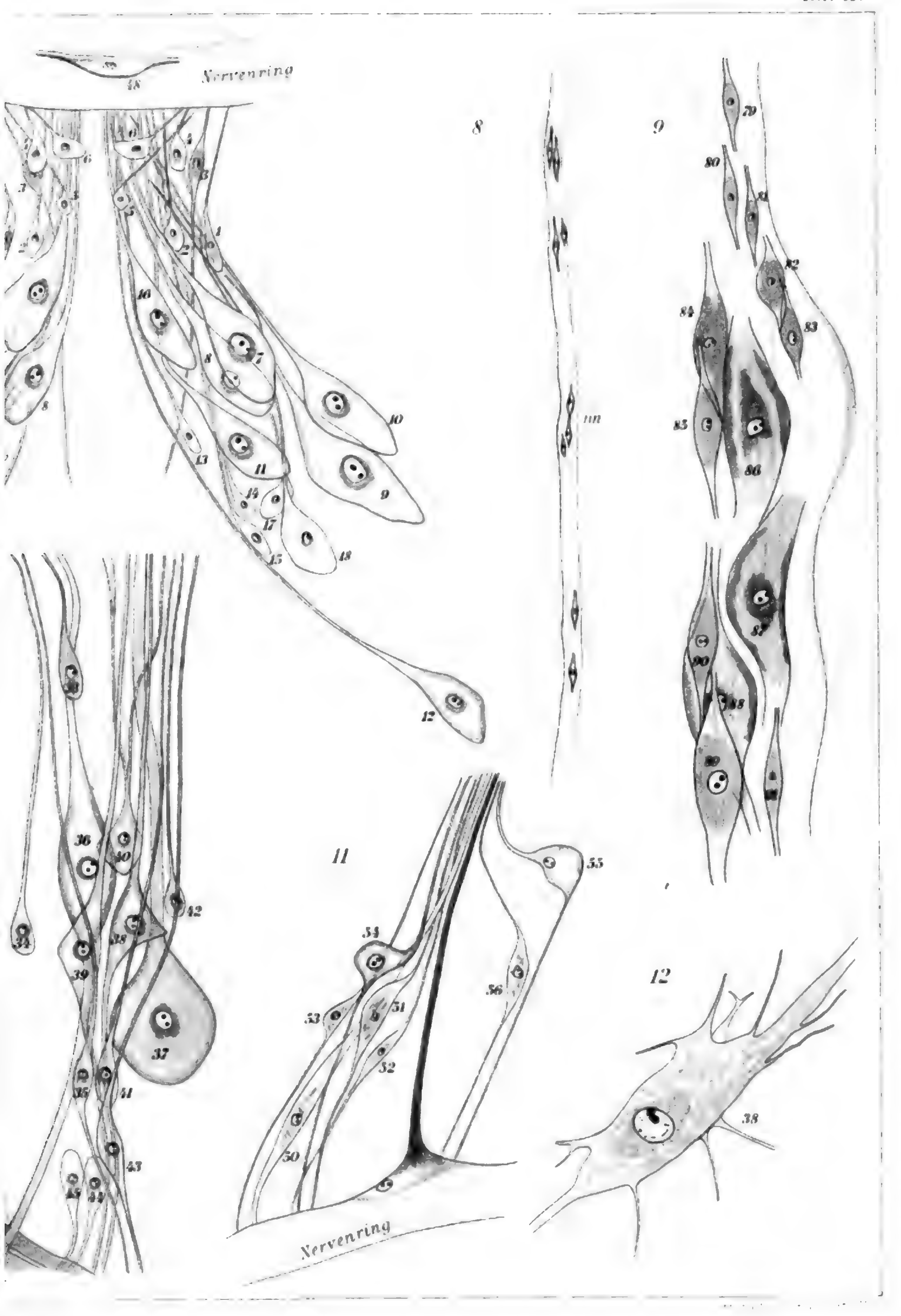
Digitized by Google



Digitized by Google



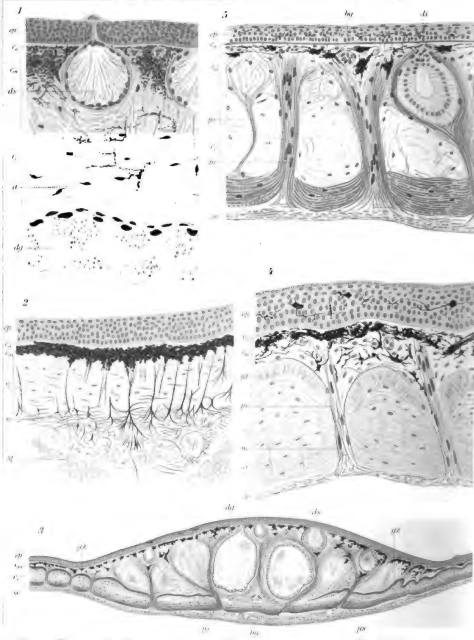
Google



Digitized by Google

LC

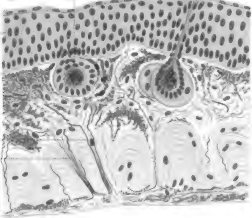
Druck von Breitkopf & Härtel in Leipzig.



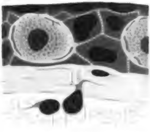
Digitized by Google

Taf. I

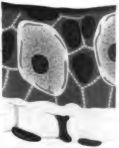
6



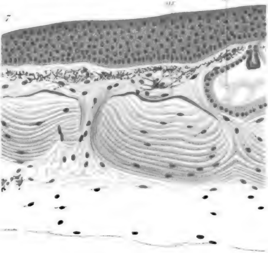
8



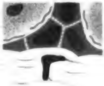
9



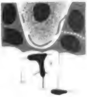
7



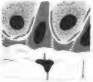
10



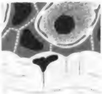
11



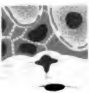
15



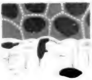
14



13



12



Digitized by Google

1

2

3

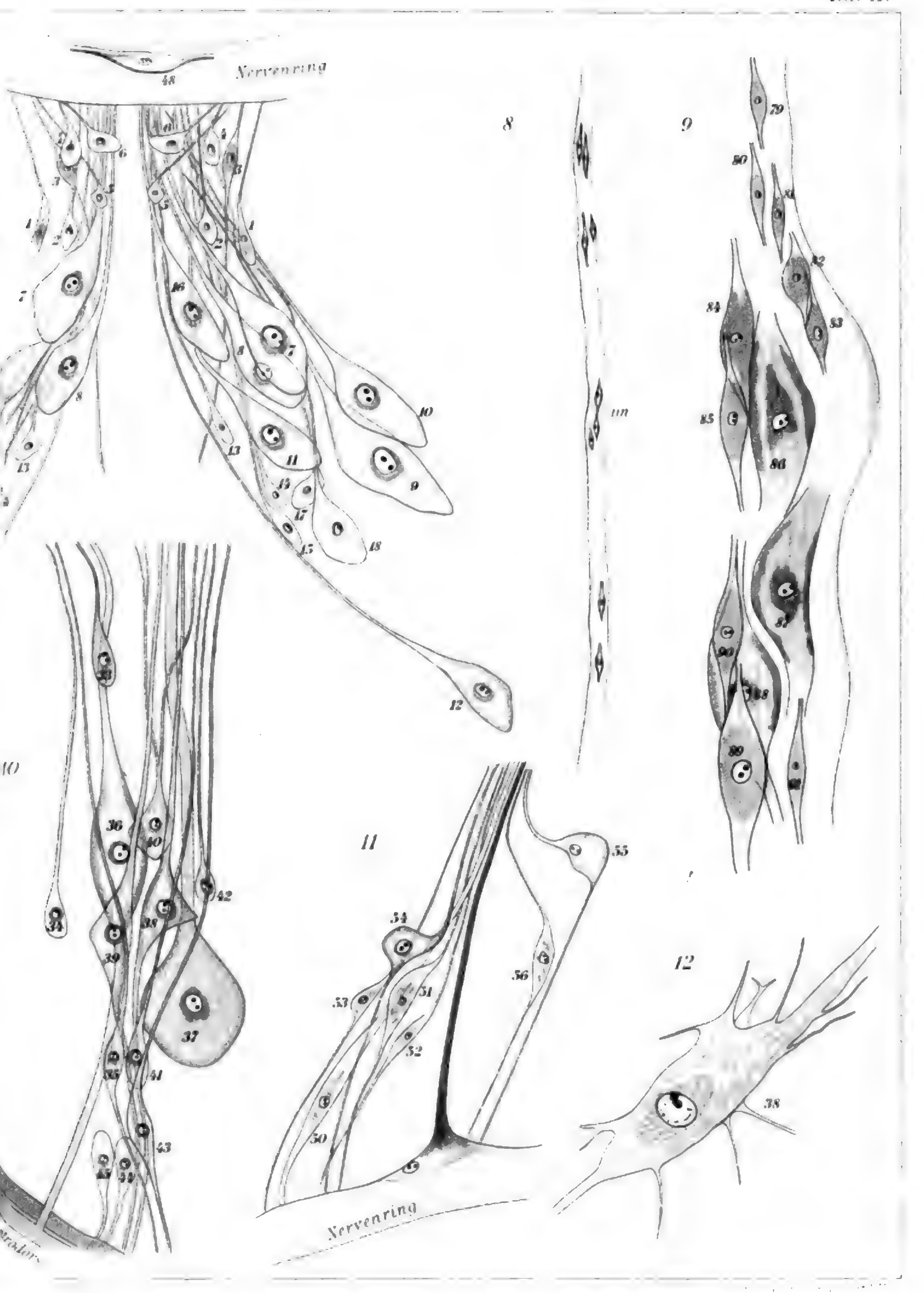
4

5

6

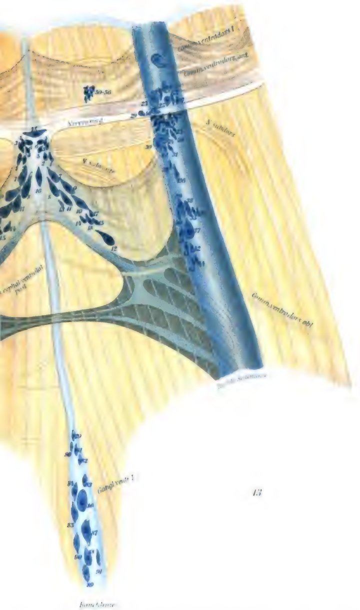
7

Digitized by Google

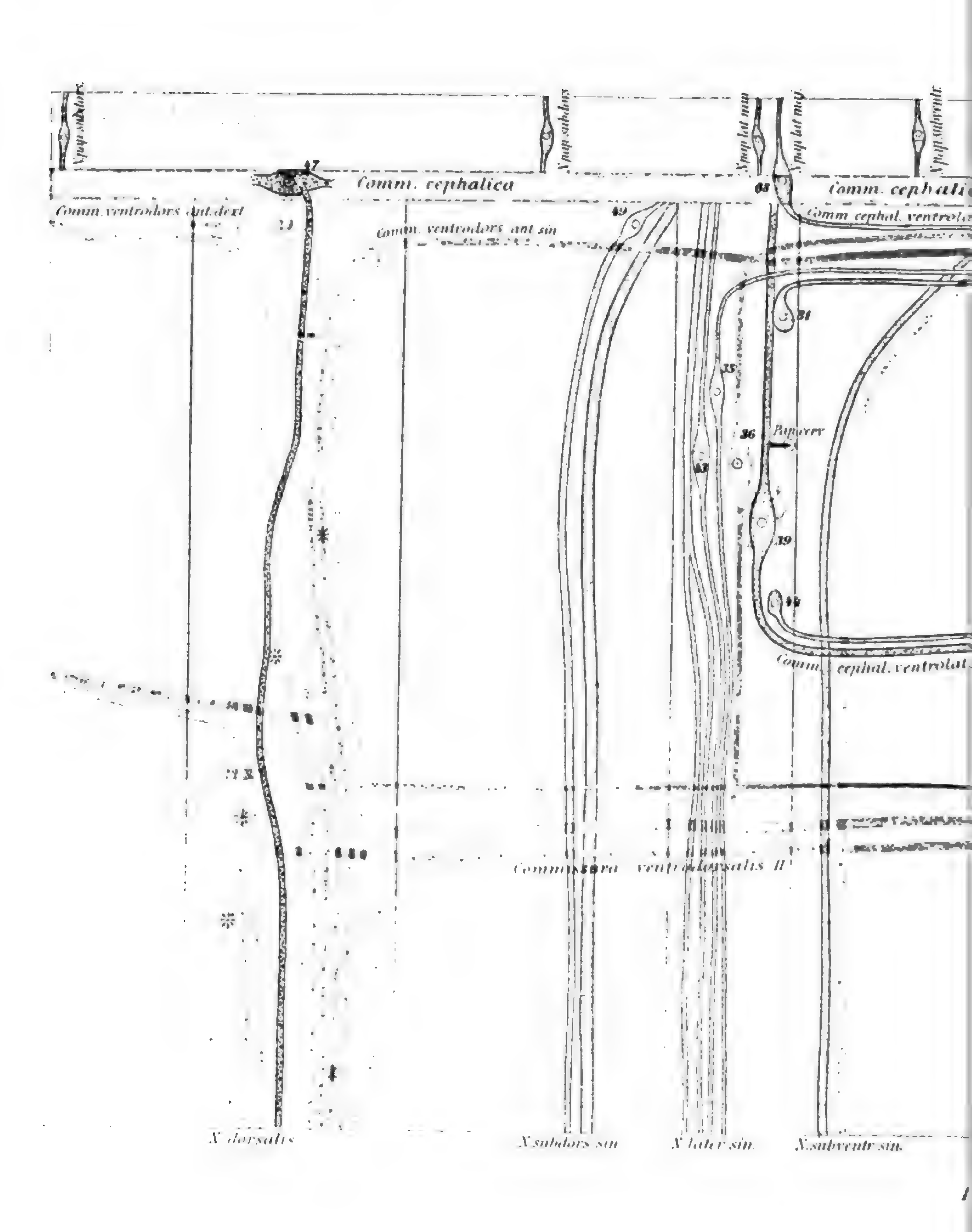


Digitized by Google

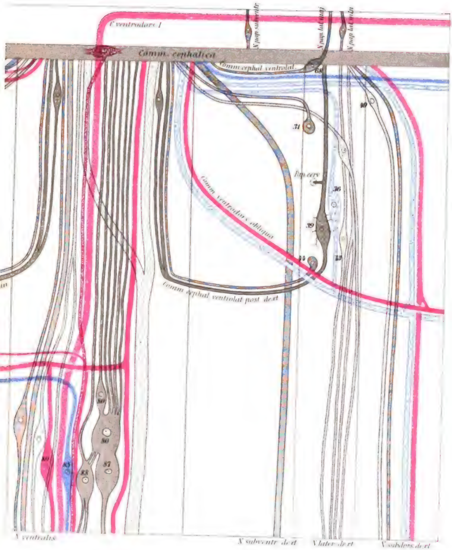
Digitized by Google



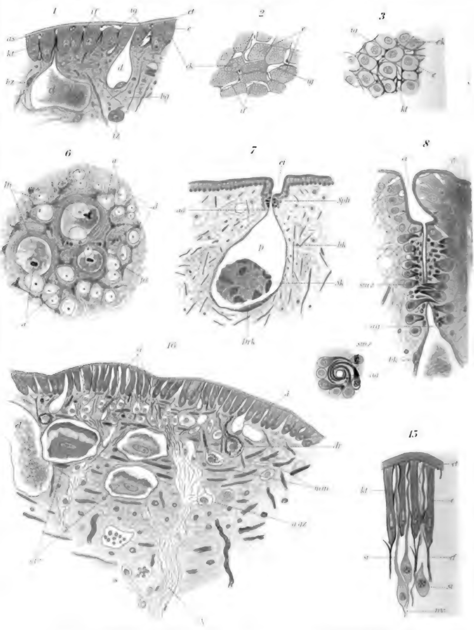
Digitized by Google



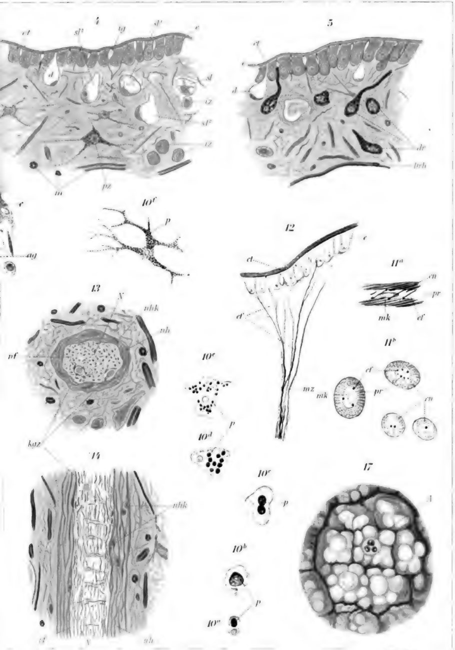
Digitized by Google



Digitized by Google

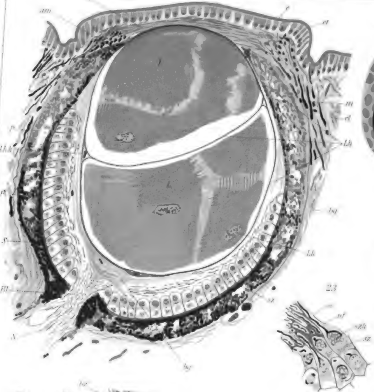


Digitized by Google



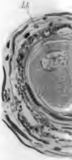
Digitized by Google

20



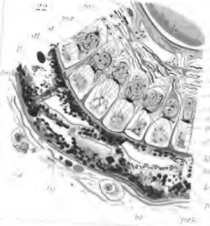
19

21

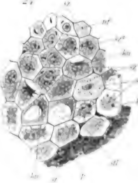


23

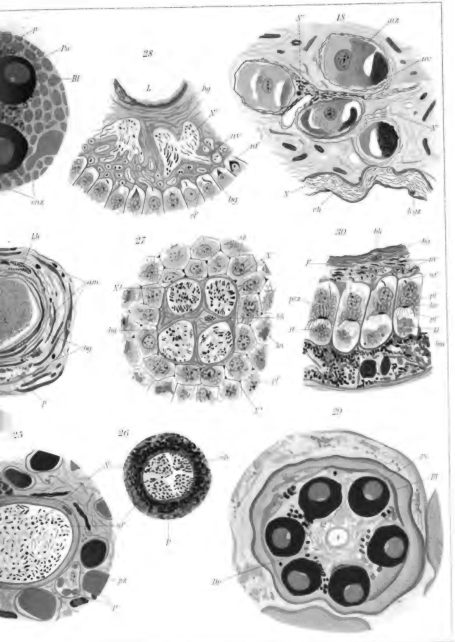
22



24



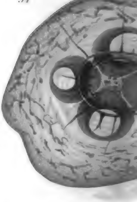
Digitized by Google



Digitized by Google

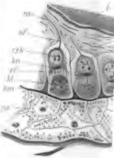
31

34

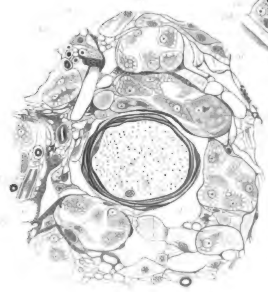


33

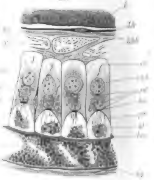
32



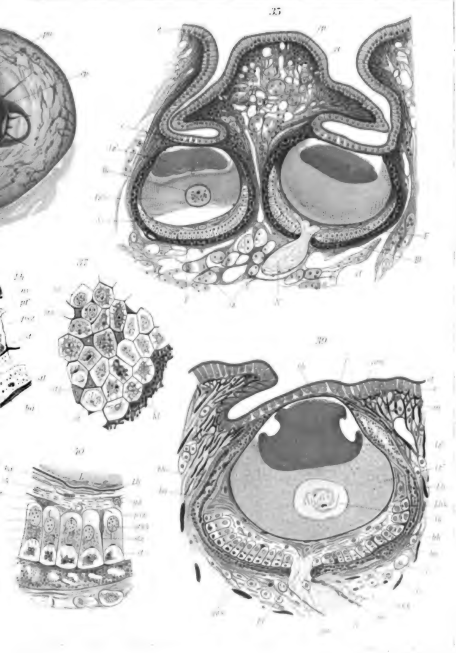
35



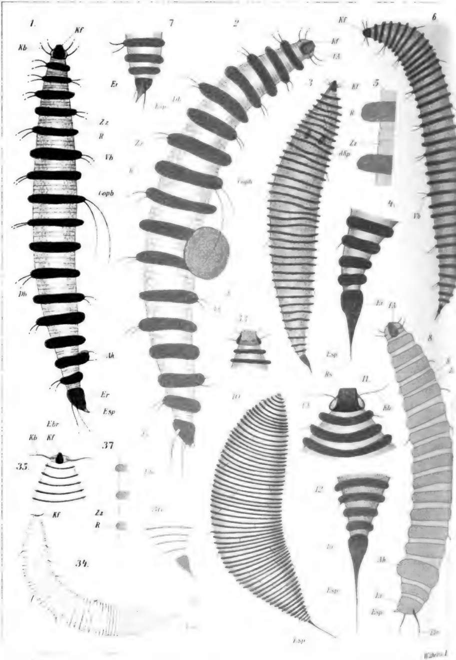
36

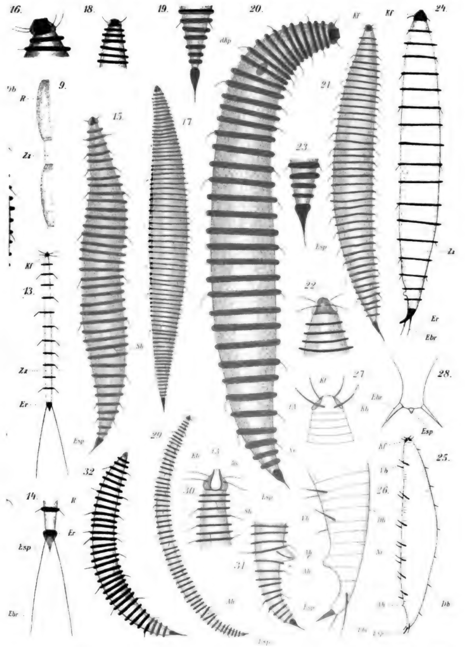


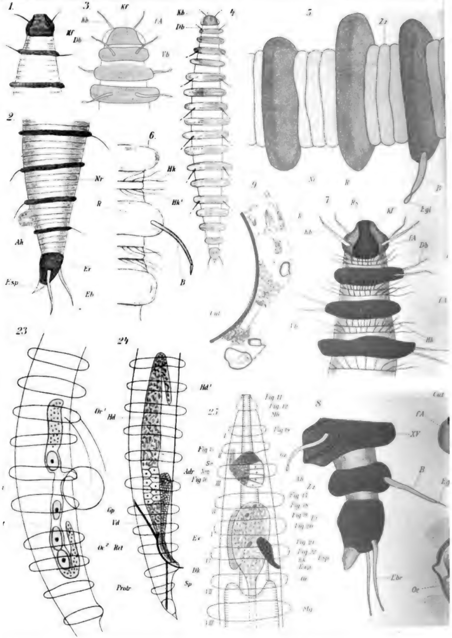
Digitized by Google



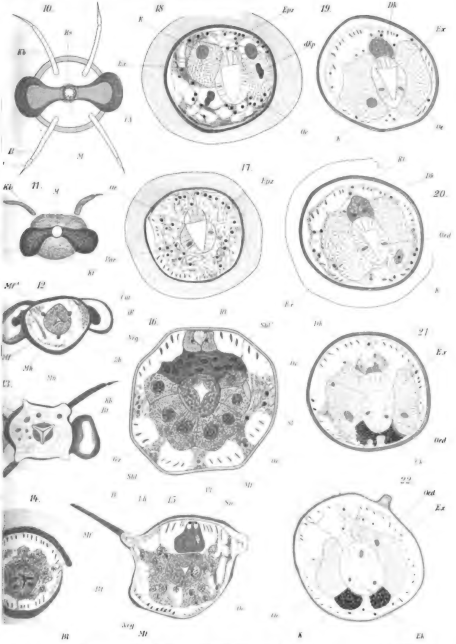
Digitized by Google


1.
2
3
4.
5
6
7
8
10
11.
12
13
33.
34.
37
Kf
Kb
Zz
R
Vb
Lopb
Db
Ah
Er
Esp
Ebr
dKp
Wilhelm Lith.

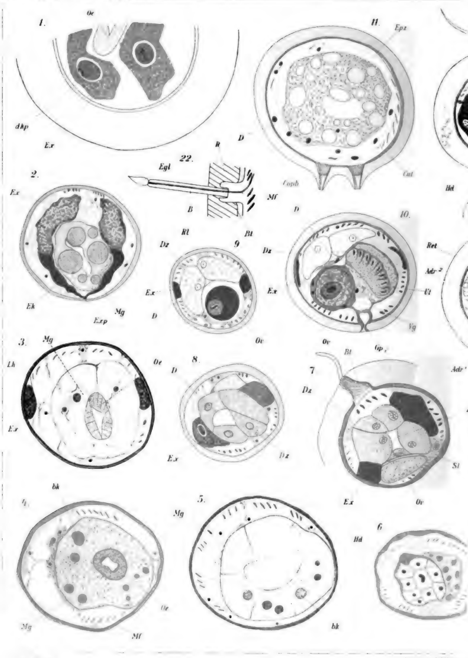

16.
18.
19.
20.
21.
24.
9.
15.
17.
23.
13.
22.
27
28.
29
32
30
25.
26.
14.
31
Kf
Zz
Er
Ebr
Esp
Sb
R
Db
Kb
Vb
Mb
Ab



Digitized by Google

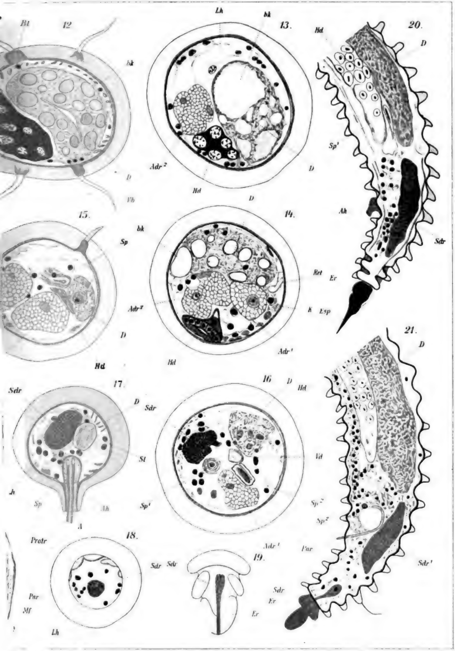


Digitized by Google

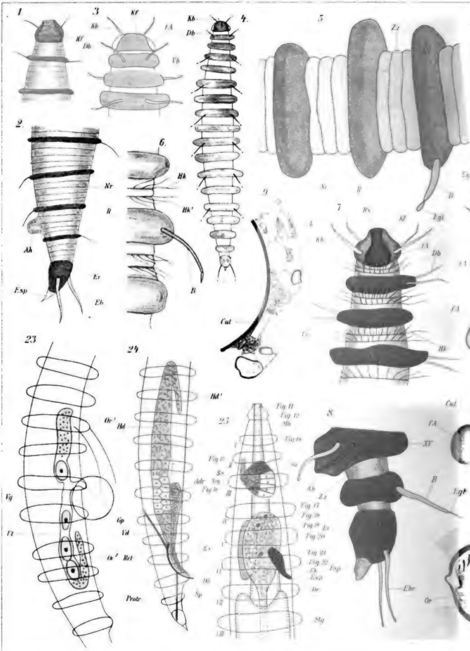


Verlag von Wilhelm

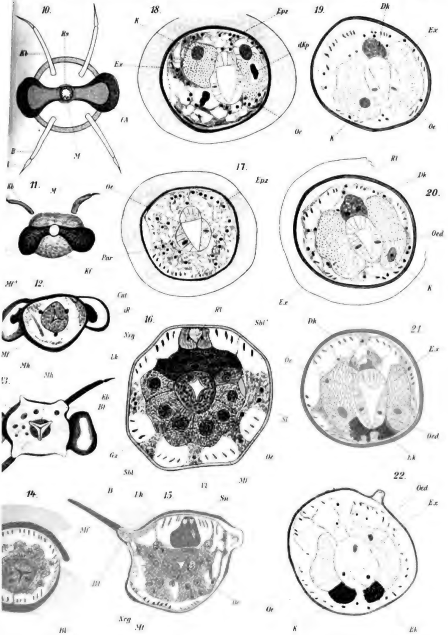
Digitized by Google



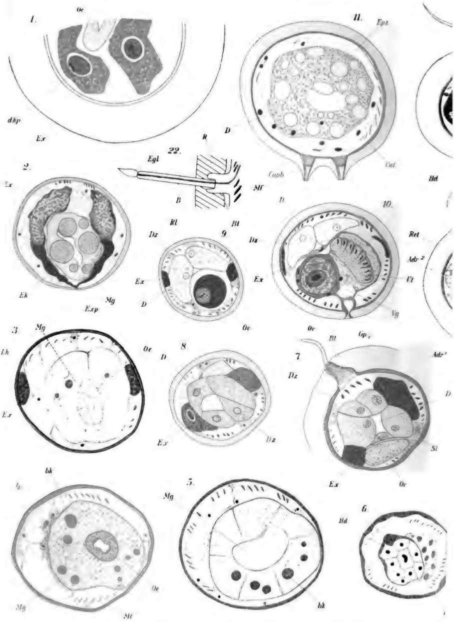
Lith. Anst. v. Johannes Arndt, Jena.



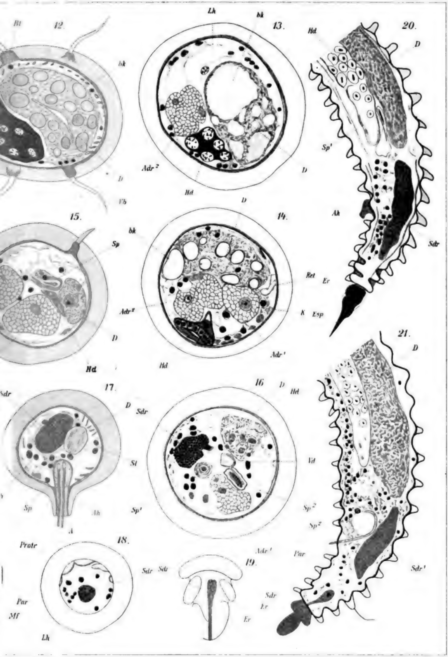
Digitized by Google


10.
Rs
Kb
EA
B
M
11.
M
Kb
Oe
Par
Kf
12.
Mf'
Cut
Mf
Mh
Mh
Lh
Nrg
13.
Kb
Bt
Gz
14.
Bt
Bl
Mf
B
Lh
15.
Sn
Nrg
Mt
Oe
16.
Rl
Sbl'
Oe
Sl
Oe
Sbl
Vl
Mt
17.
Epz
Oe
18.
K
Epz
dKp
Ex
Oe
19.
Dk
Ex
Oe
K
20.
Rl
Dk
Oed
K
Ex
21.
Dk
Ex
Oed
Ek
22.
Oed
Ex
K
Ek

Imann



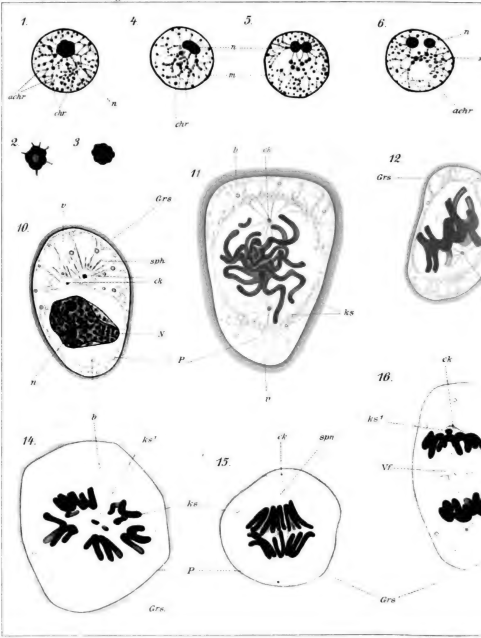
Digitized by Google



...dmann in Leipzig

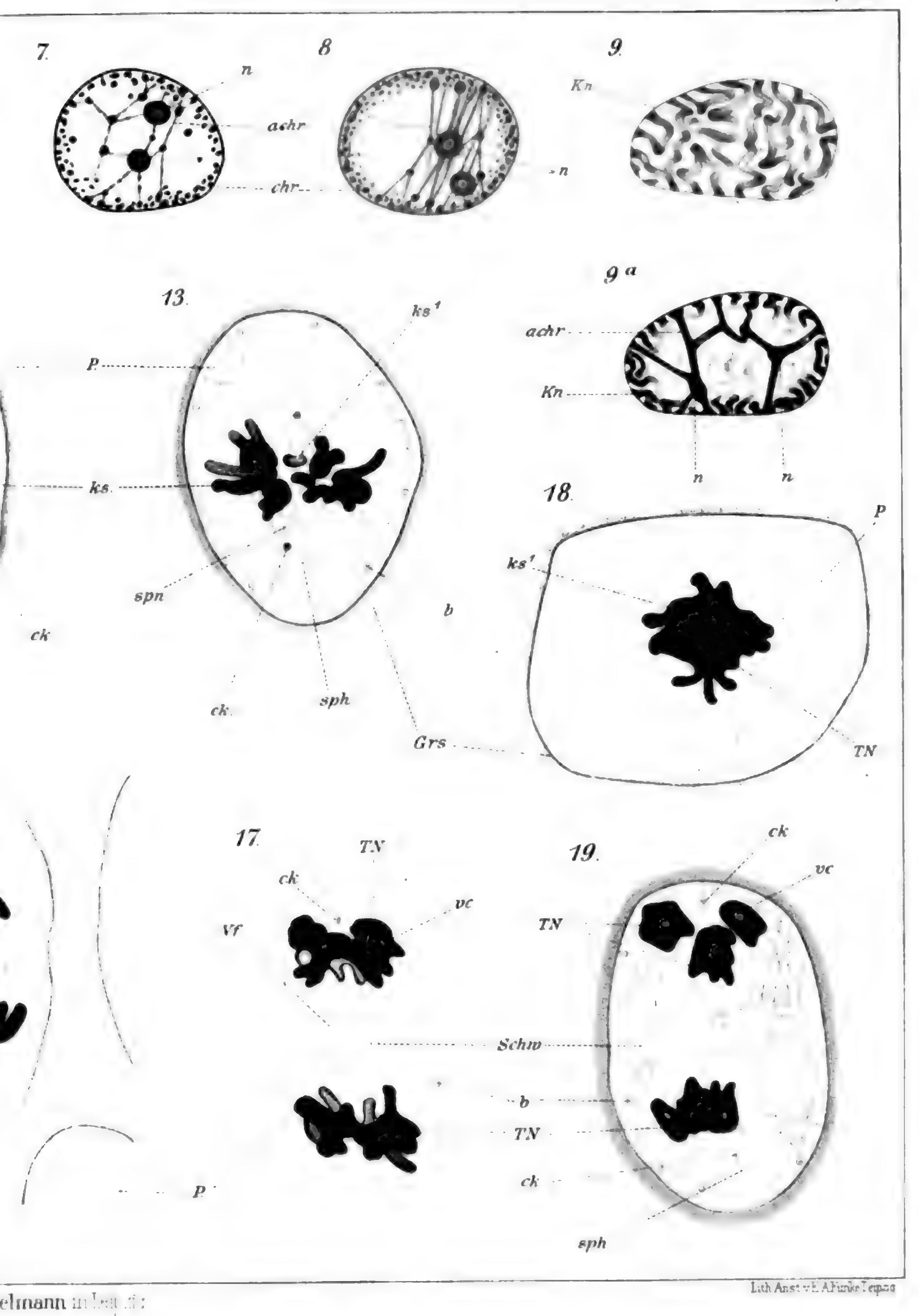
Lith. Anst. v. Johannes Arndt, Jena.

Digitized by Google



Wilhelm En

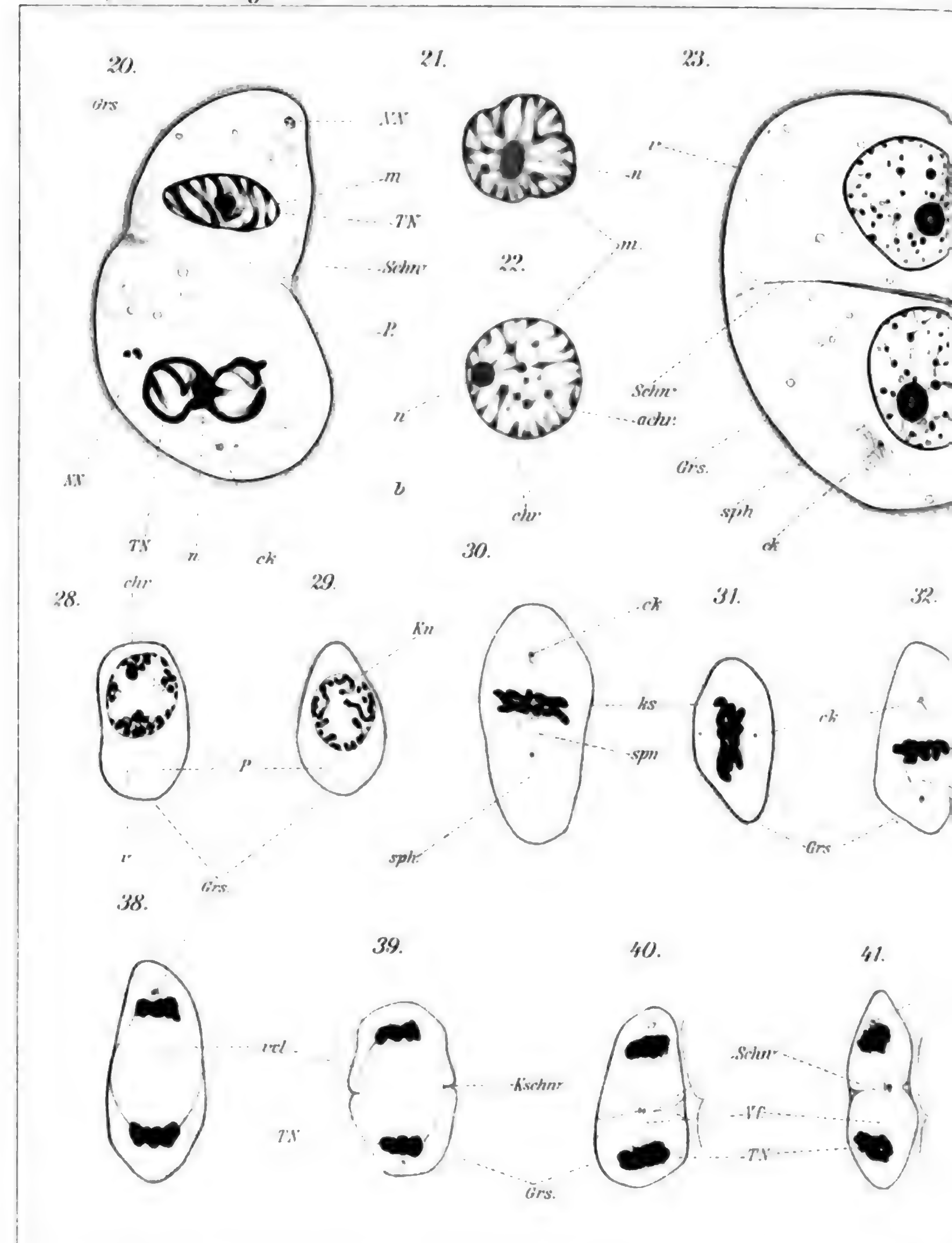
Google



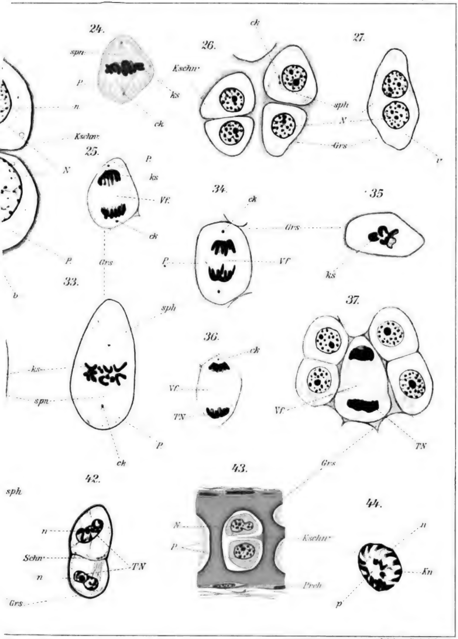
elmann in Leipzig.

Lith. Anst. v. E. A. Funke Leipzig.

Digitized by Google



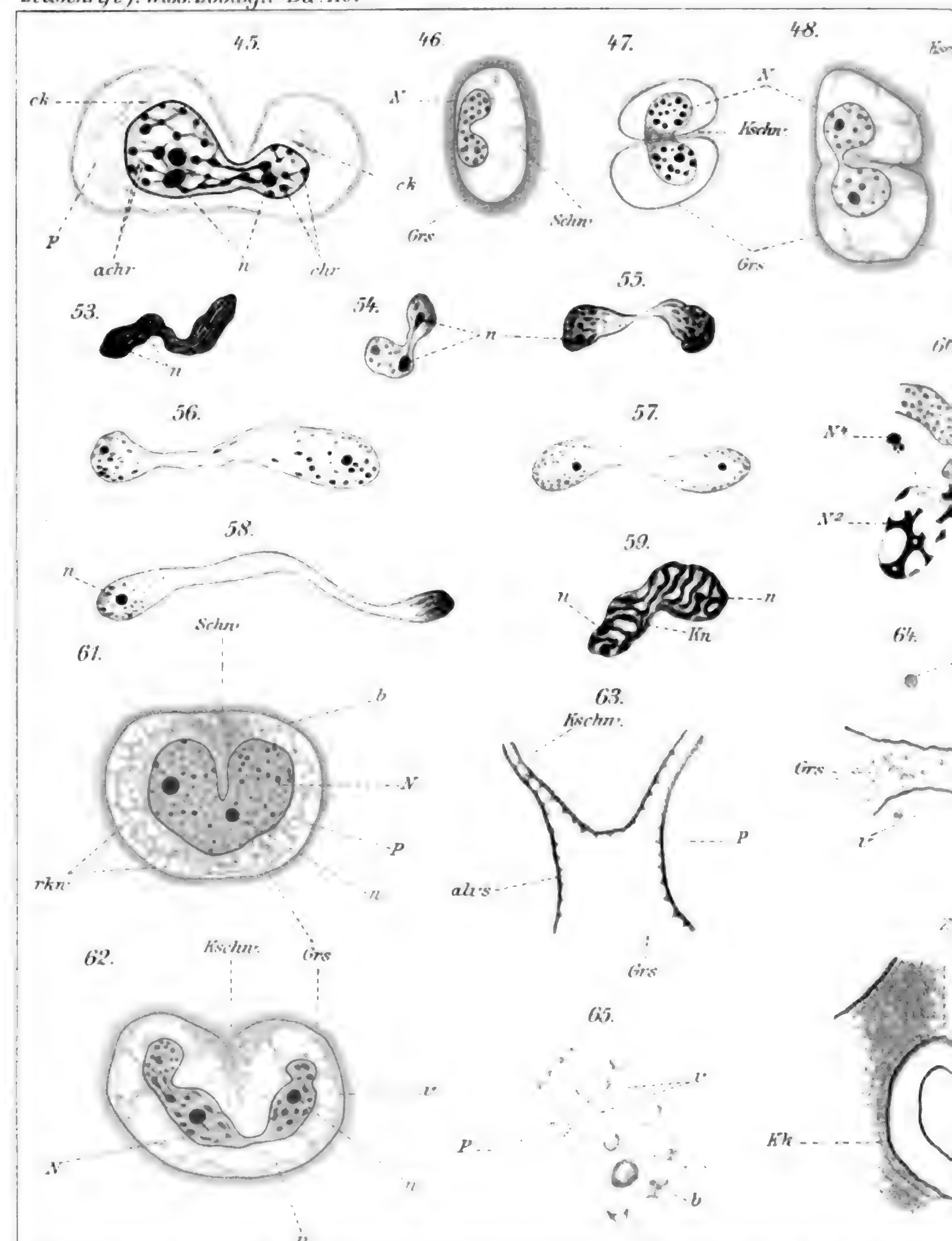
Digitized by Google



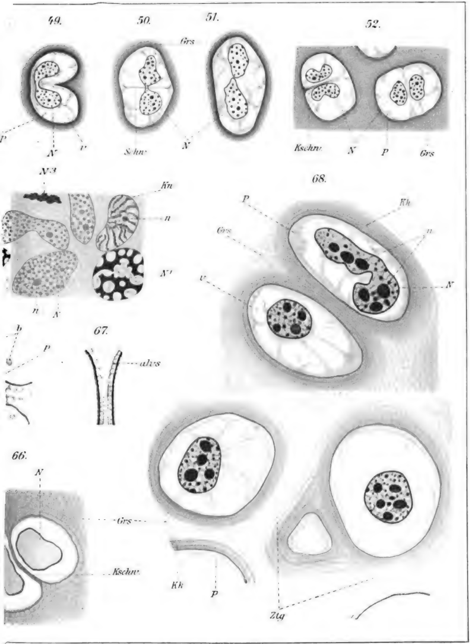
elmann in Leipzig

Lith. Anst. v. E. A. Funke Leipzig

Digitized by Google



Verlag v Wilhelm Eng

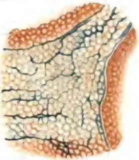


...elmann in Leipzig
Lith Anst v E. A. Funke Leipzig

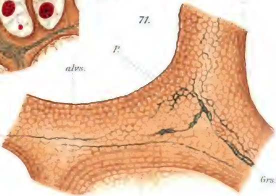
Digitized by Google

69.

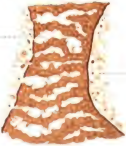
70.



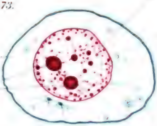
71.



72.

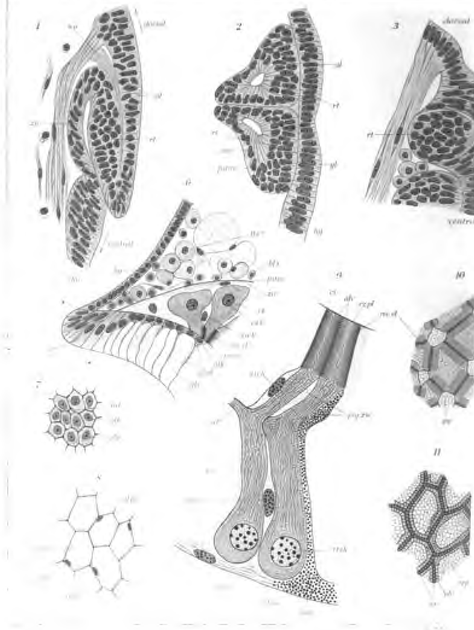


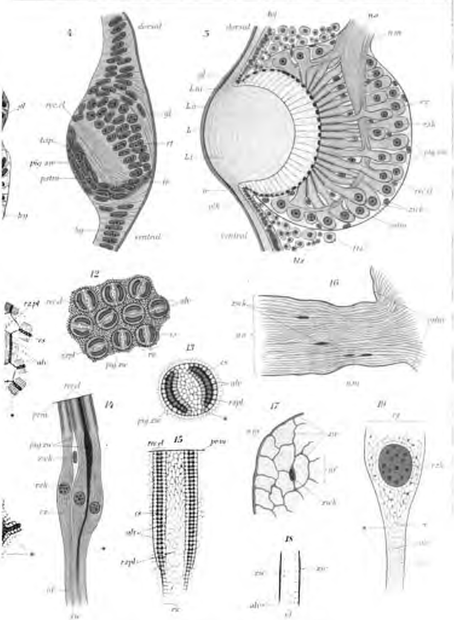
73.



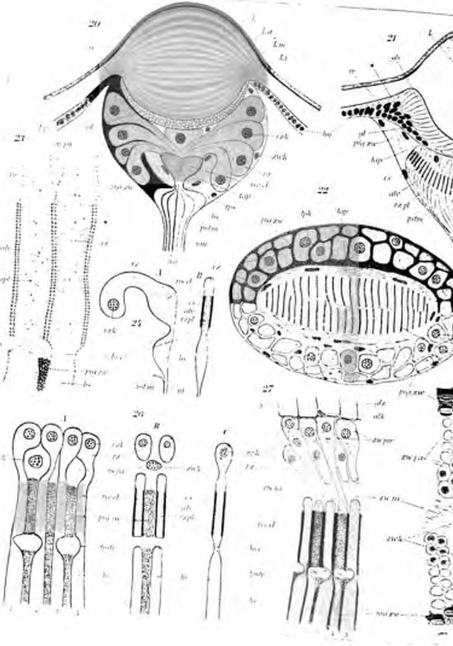
Verlag v. Wilhelm Engelmann in Leipzig

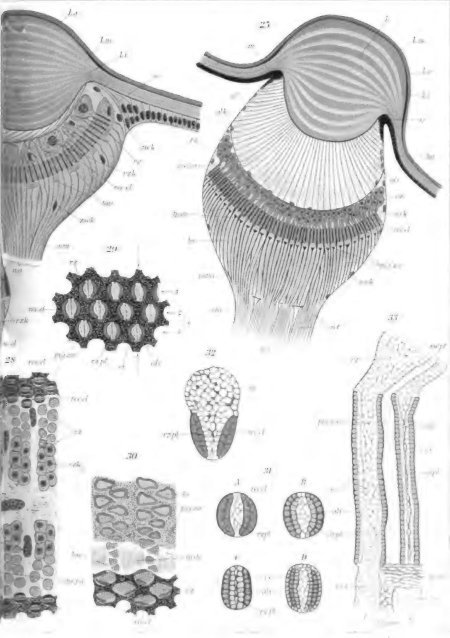
Digitized by Google


1
2
3
6
7
8
9
10
11
dorsal
ventral
ventr
rt
gl
bg
pam
zw
nv
dks
cuk
lnk
rmk
pig.zw
mxl
dh
cupl
ow
rsp



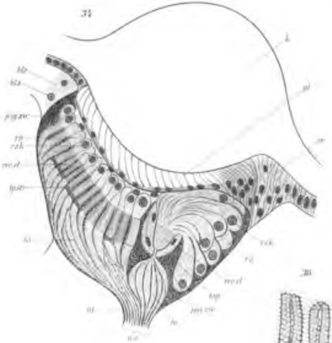
Digitized by Google



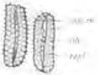


Digitized by Google

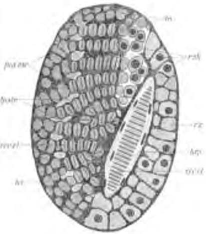
34



36



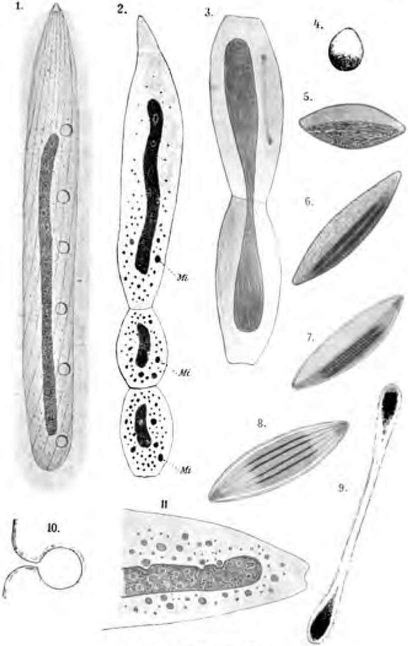
35



37

Digitized by Google

Digitized by Google



Verlag von Wilhelm Engelmann in Leipzig.

Digitized by Google

1. n.st nfb wbz s k pr

4. hk nf Q k ns nf plz Fl

2. s n opt e u n.st nm n'd

3. kn wb pr mz k hk

Digitized by Google

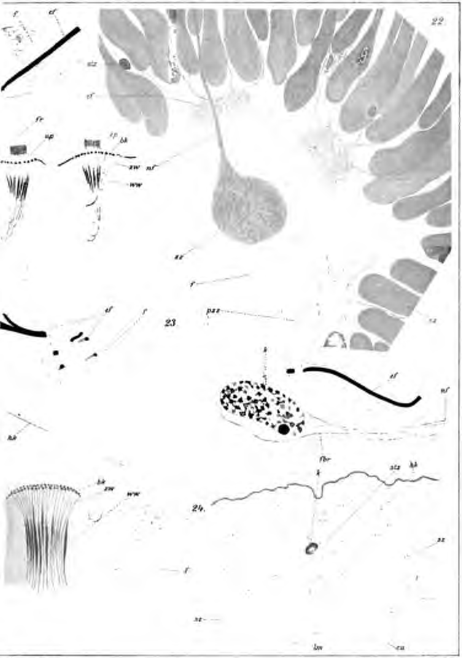
Lith. Anst. v. Johannes Arndt, Jena.

Digitized by Google

Digitized by Google

S. Tschachotin gez. Verlag von Wilhelm

Digitized by Google

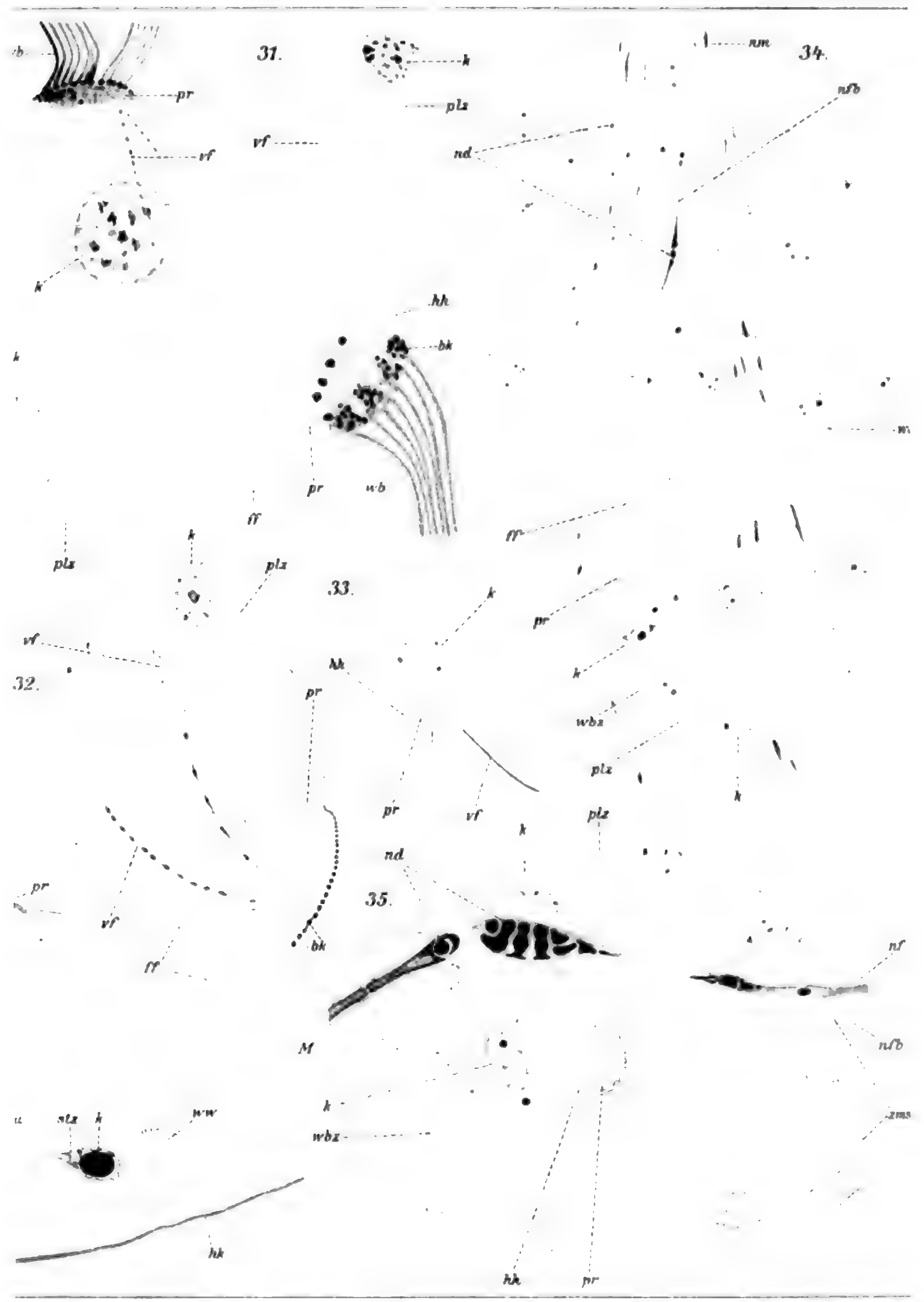


...ngelmann in Leipzig

Lith. Anst. v. Johannes Arndt, Jena

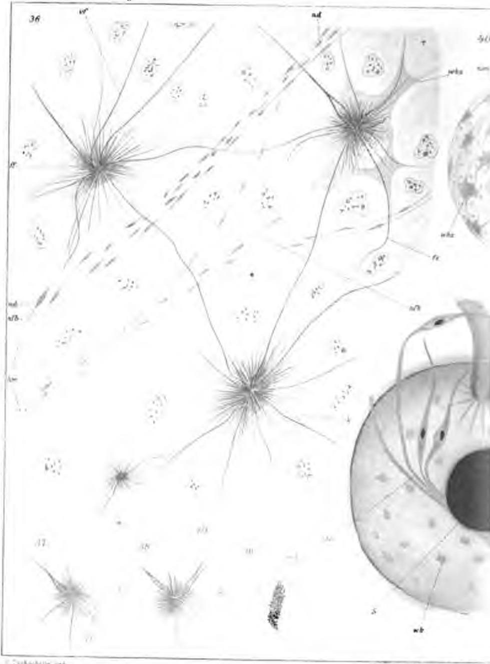
Digitized by Google

25.
wbz
nm
pr
wb
hh
nm
k
nfb
plz
vf
27.
nfb
k
wb
pr
ff
30.
ff
wbz
26
wbz
k
ff
hh
vf
pr
k
28.
wb
bk
vf
q
ff
29.
ww
plz



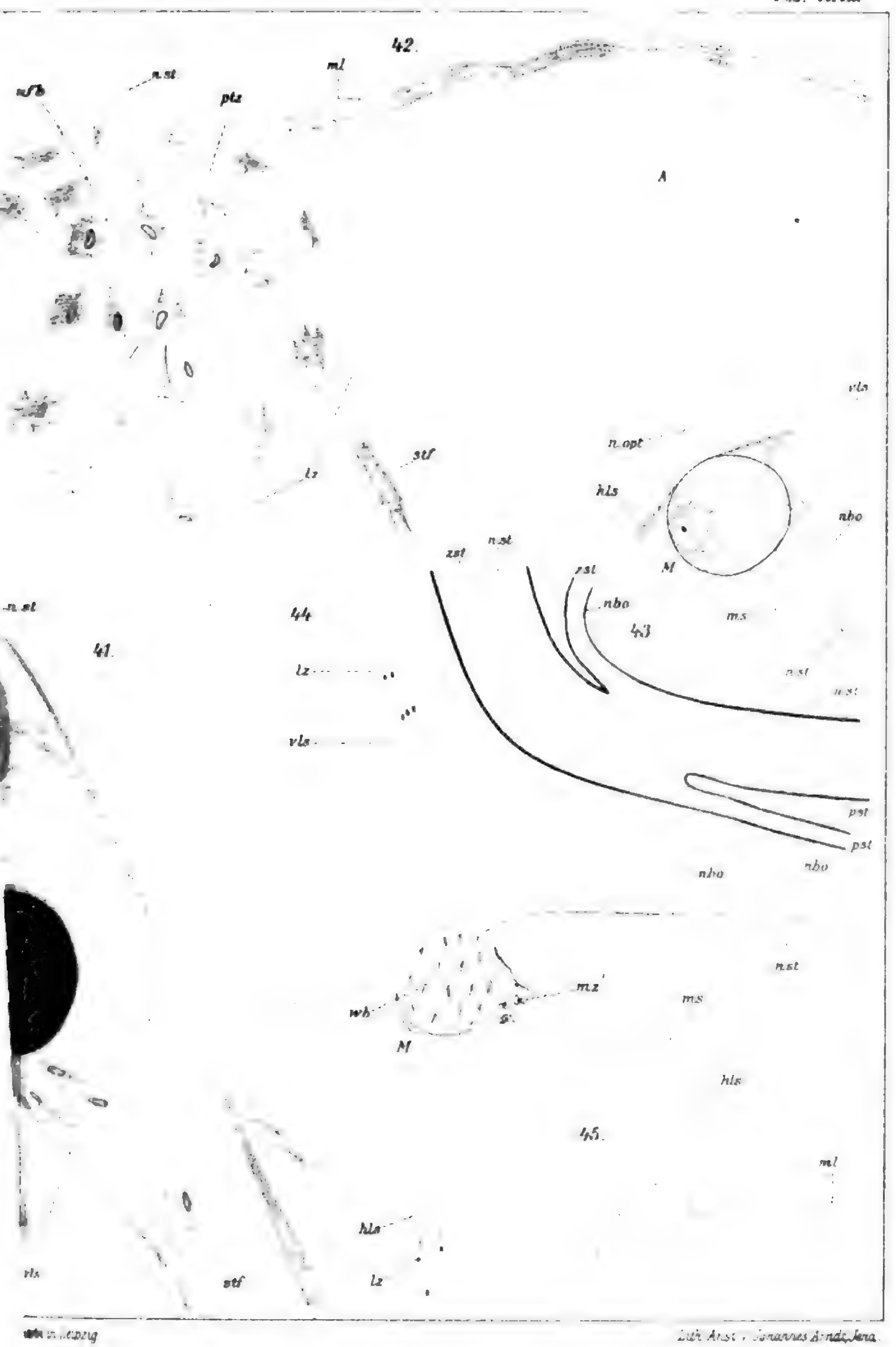
…dmann in Leipzig

Lith. Anst. v. Johannes Arndt, Jena



Verlag von Wilhelm Engelm

Digitized by Google



Lith. Anst. v. Johannes Arndt, Jena.

Digitized by Google

Digitized by Google

Digitized by Google

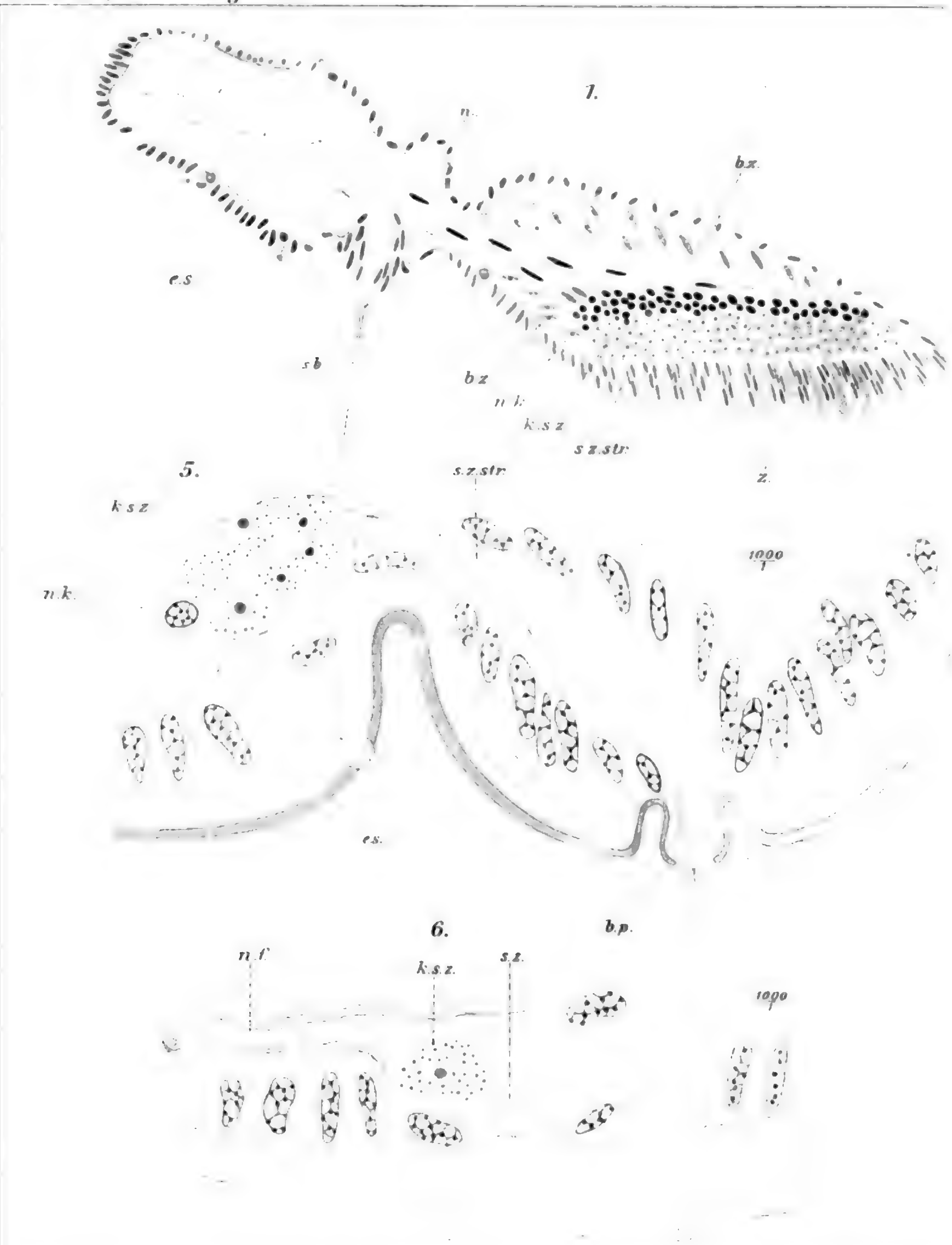
1 2 5a 5b 5c 12

3 11

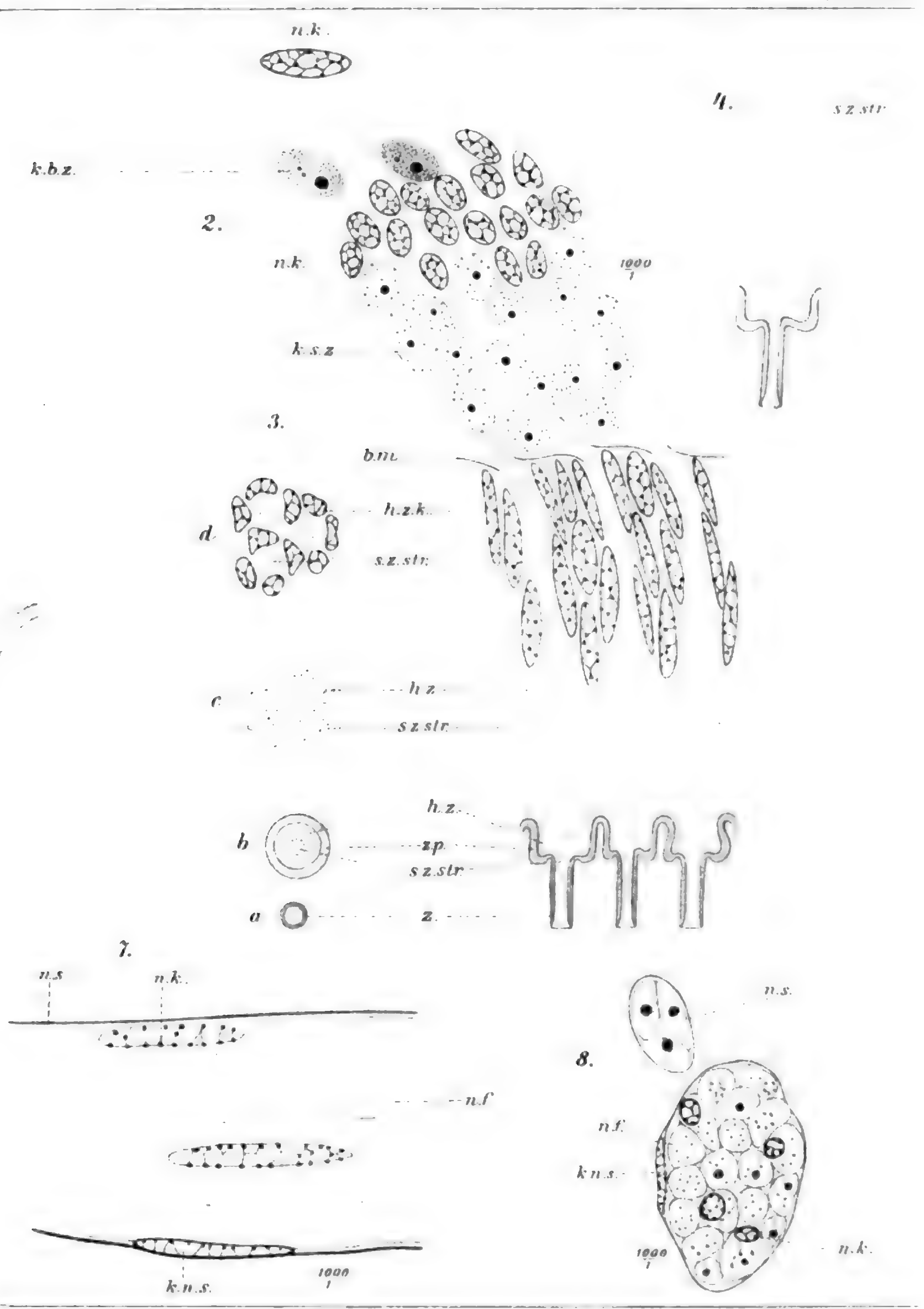
4 13

4a 6b 7a 7b 10a

9 10

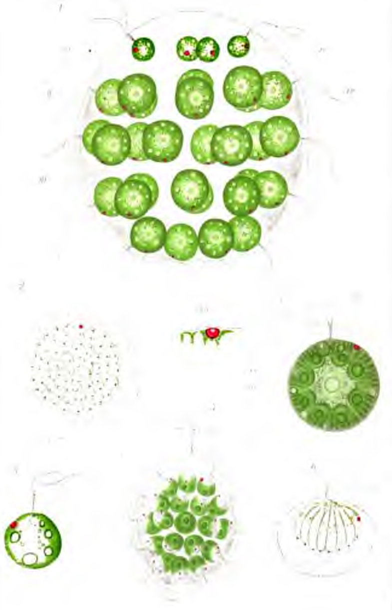


Verlag v. Wilhelm Eng

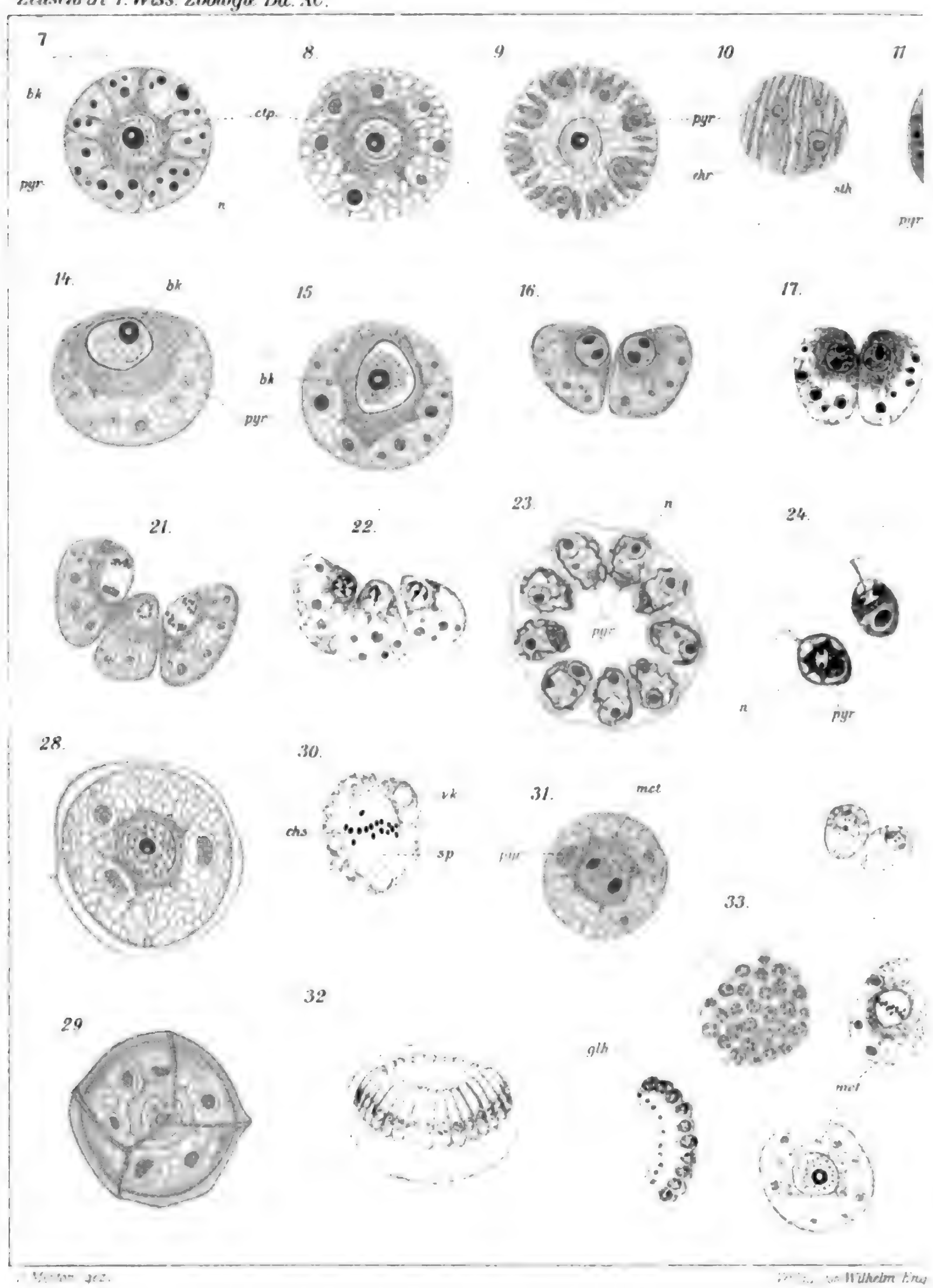


mann in Leipzig

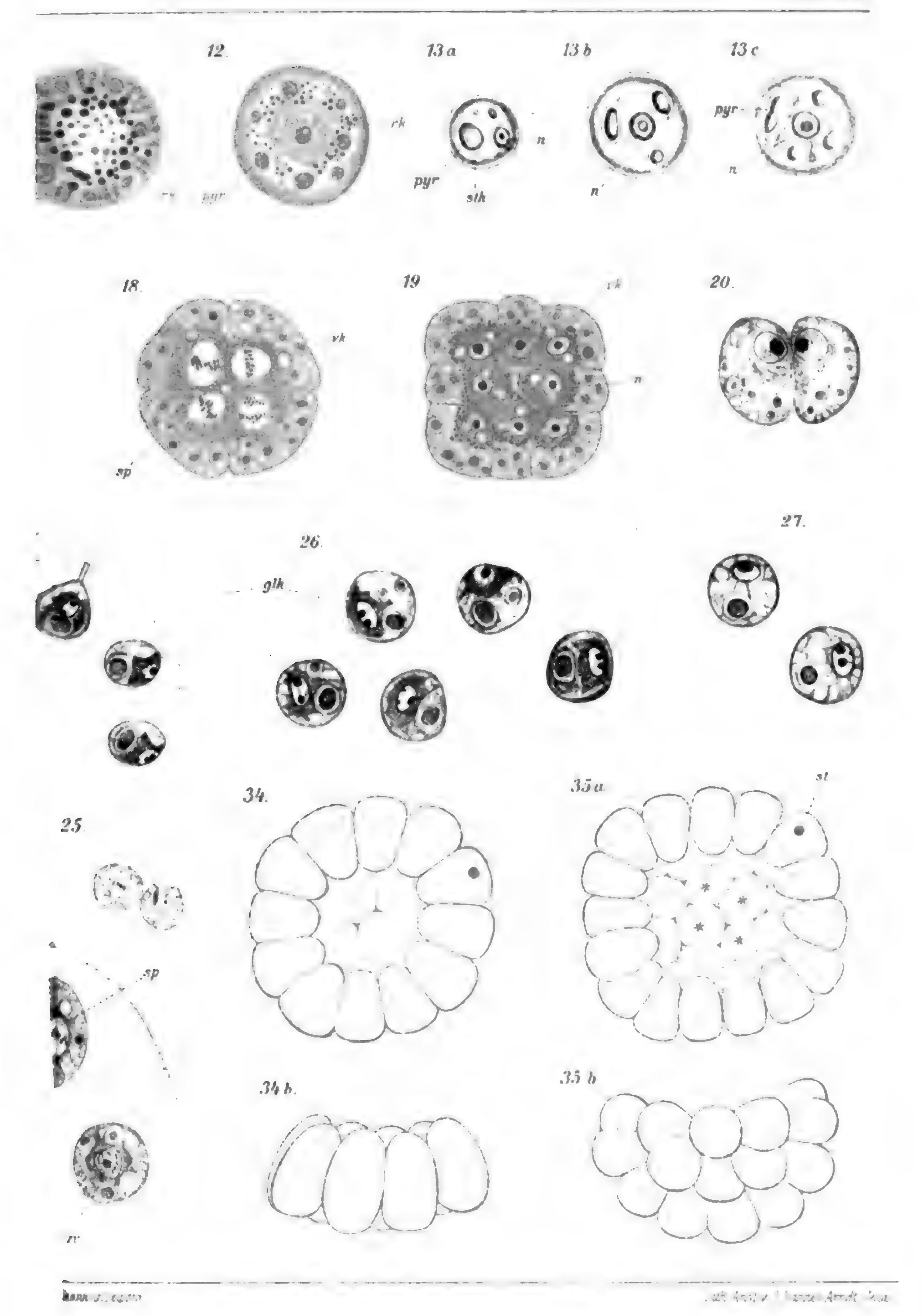
Lith.Anst.v.E.A.Funke Leipzig



Digitized by Google

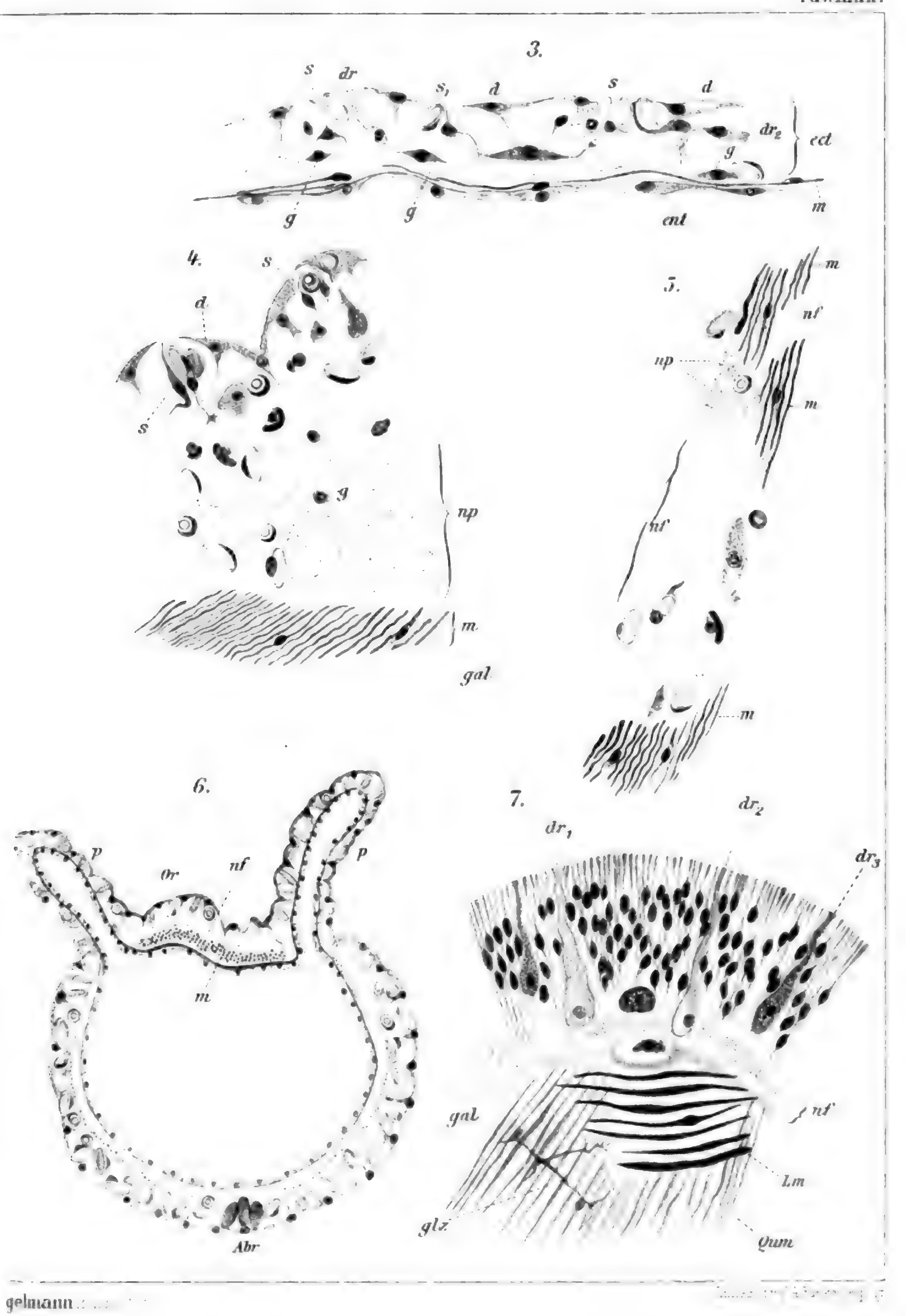


7
8.
9
10
11
bk
ctp.
pyr
pyr
n
chr
sth
pyr
14.
bk
15
16.
17.
bk
pyr
21.
22.
23.
n
24.
pyr
n
pyr
28.
30.
vk
31.
met
chs
sp
pyr
33.
32
29
glh
met
Wilhelm Eng


12.
13 a
13 b
13 c
rk
n
pyr
sth
n'
pyr
n
18.
19
20.
vk
n
sp'
26.
27.
glk
25.
34.
35 a.
st
sp
34 b.
35 b

1.
m_3
g_1
n_2
m_2
m_1
d_3
f
g_2
s_3
s
g_3
d_1
s_1
s_4
g_4
s_2
d_2
g_5
n_1
g_6
n
np
2.
s
d_1
d_2
n
X
ent
glz
scl

Wilhelm



gelmann

Digitized by Google

1.

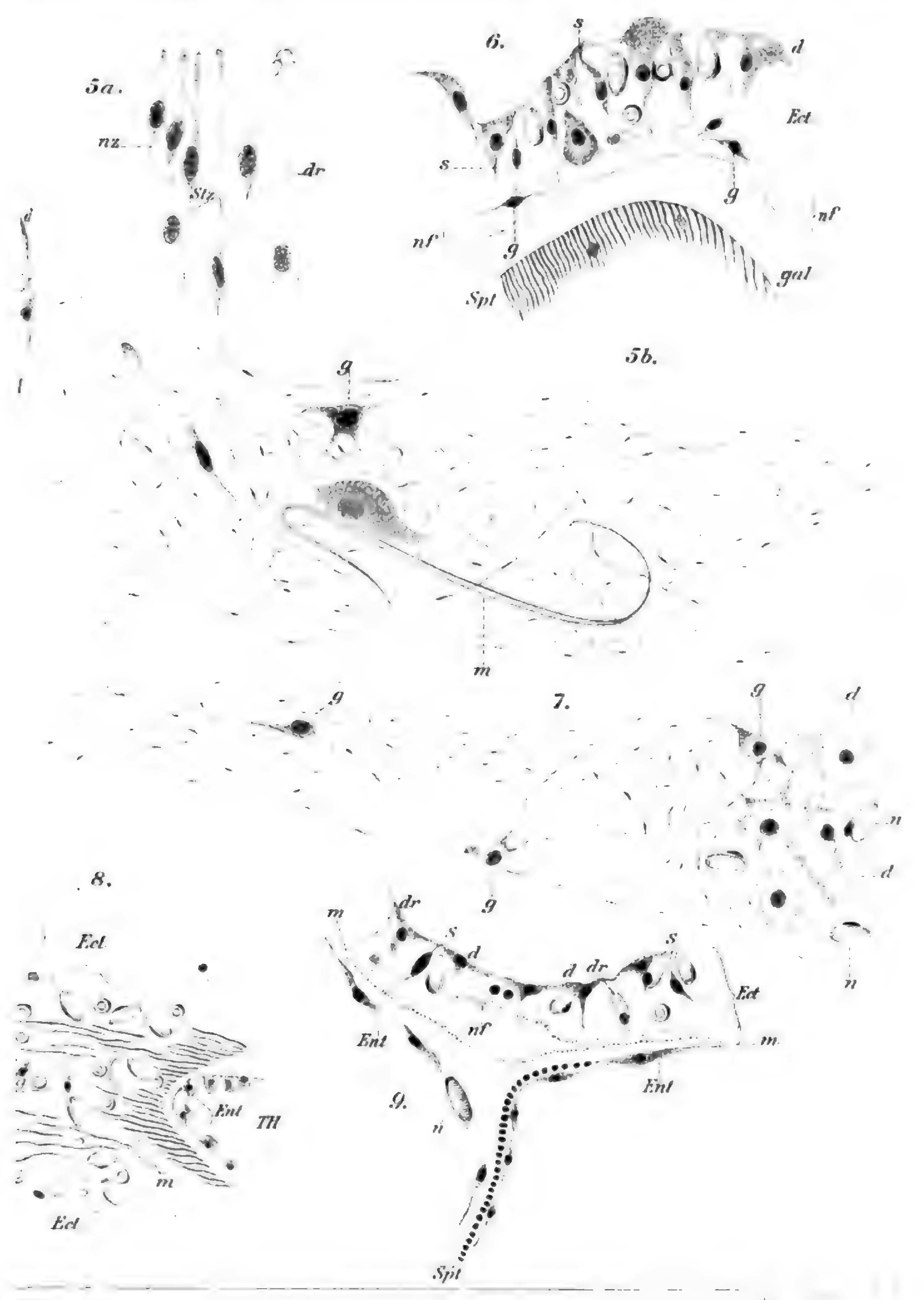
2.

3.

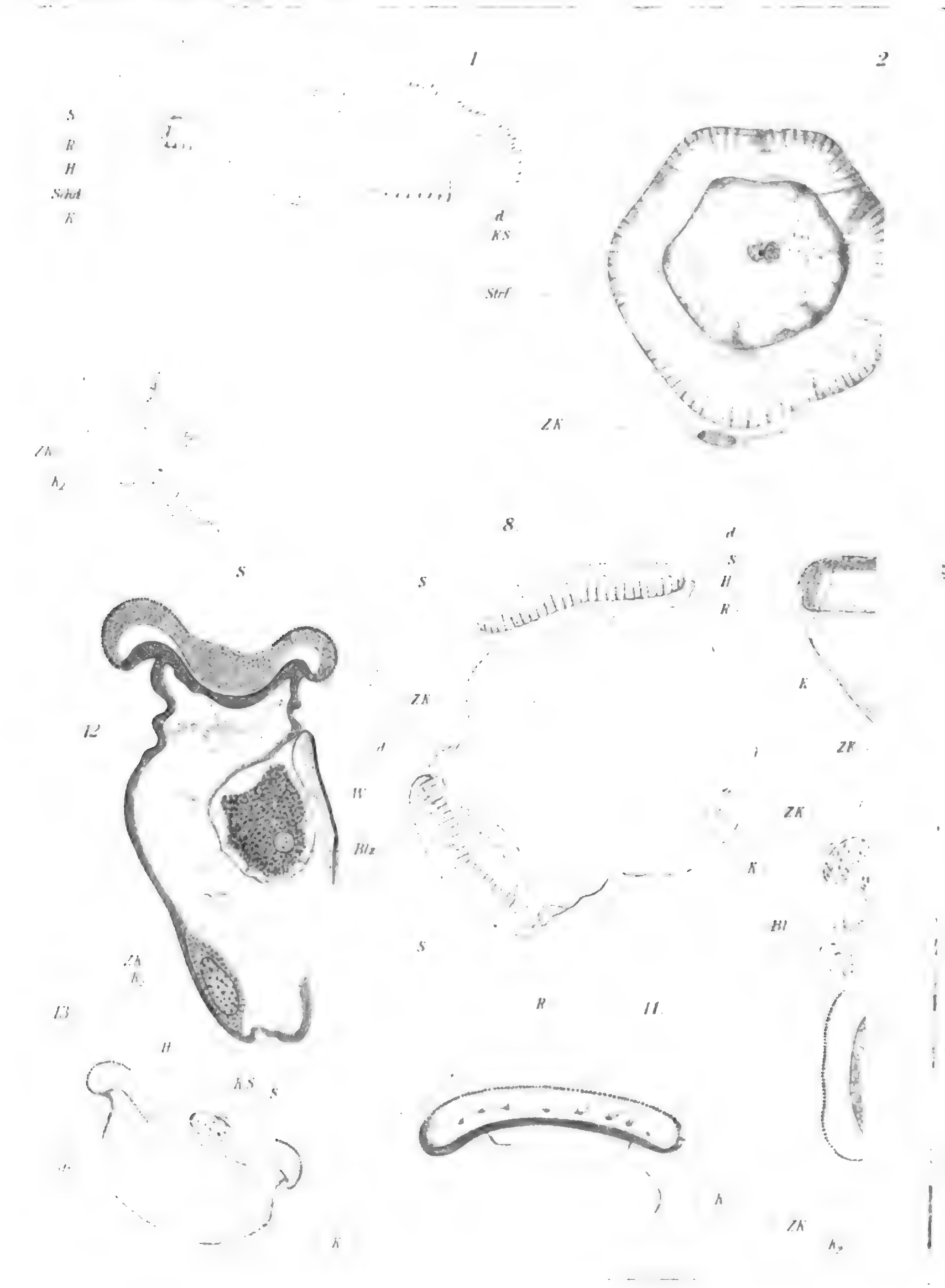
4.

Wilhelm E.

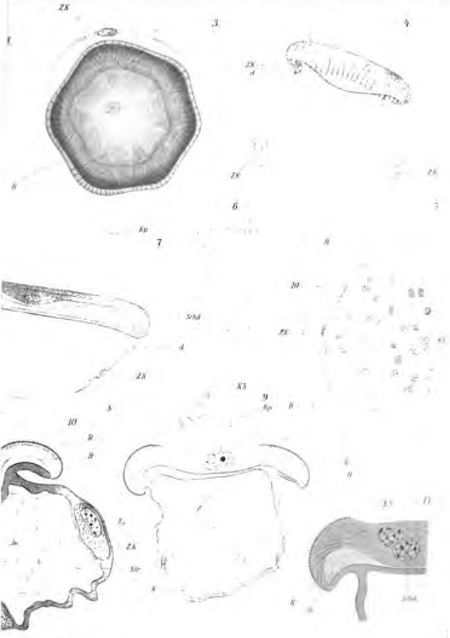
Digitized by Google


5a.
nz
dr
Stz
d
6.
s
d
Ect
s
g
nf
nf
g
gal
Spt
5b.
g
m
g
7.
g
d
n
d
n
8.
Ect
Ent
TH
m
Ect
m
dr
s
d
d
dr
s
Ect
nf
Ent
m
Ent
9.
n
Spt

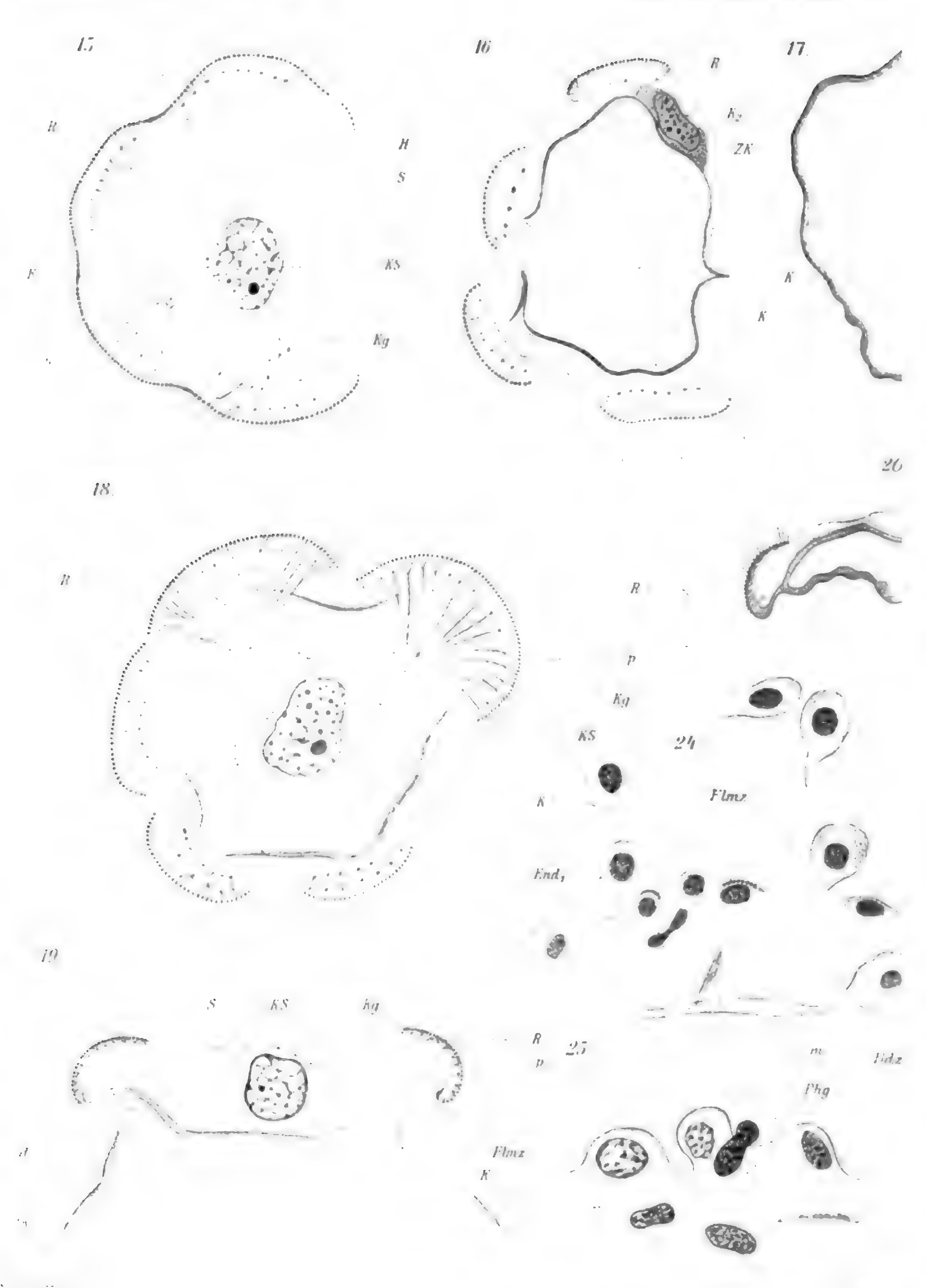
Digitized by Google

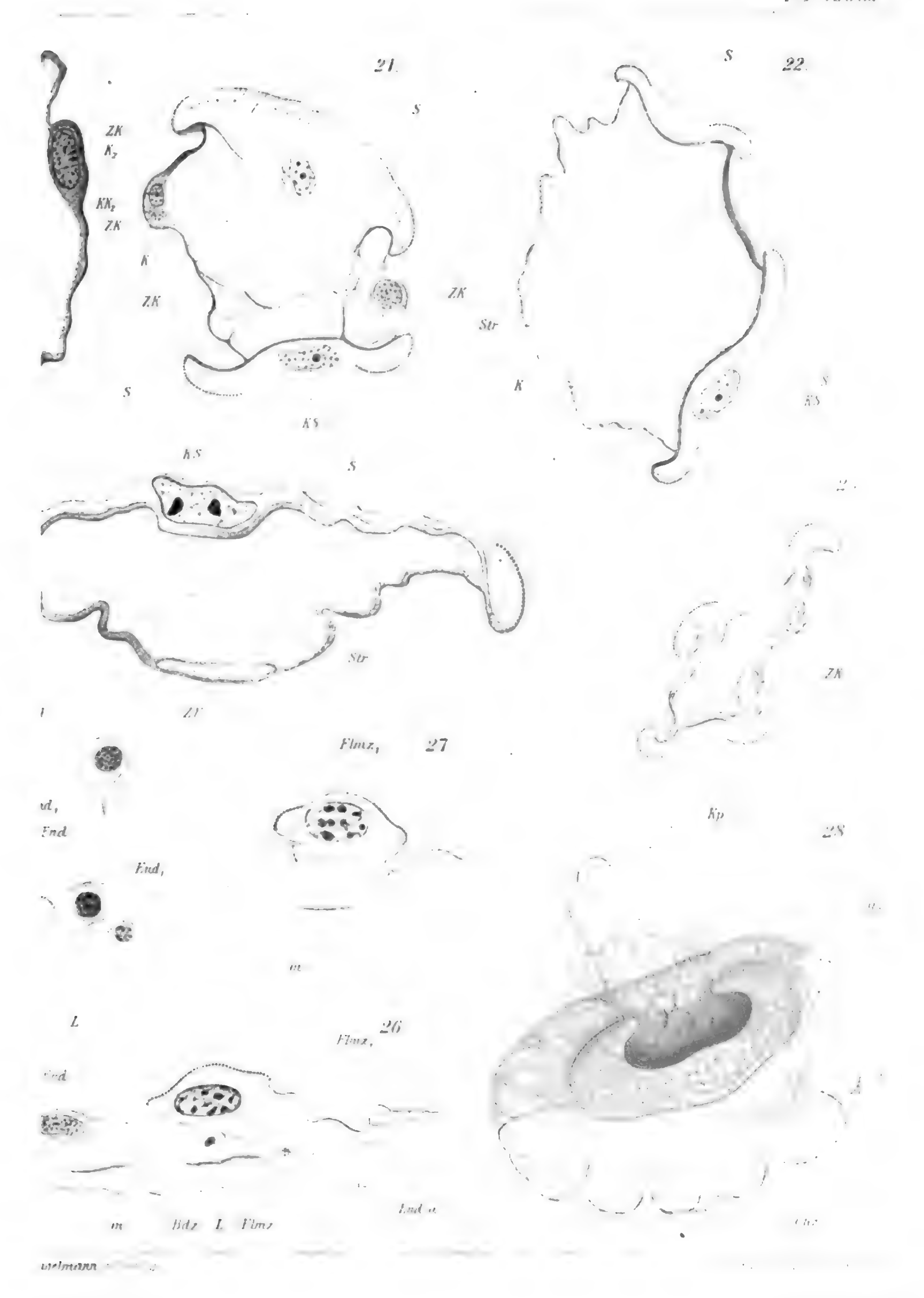


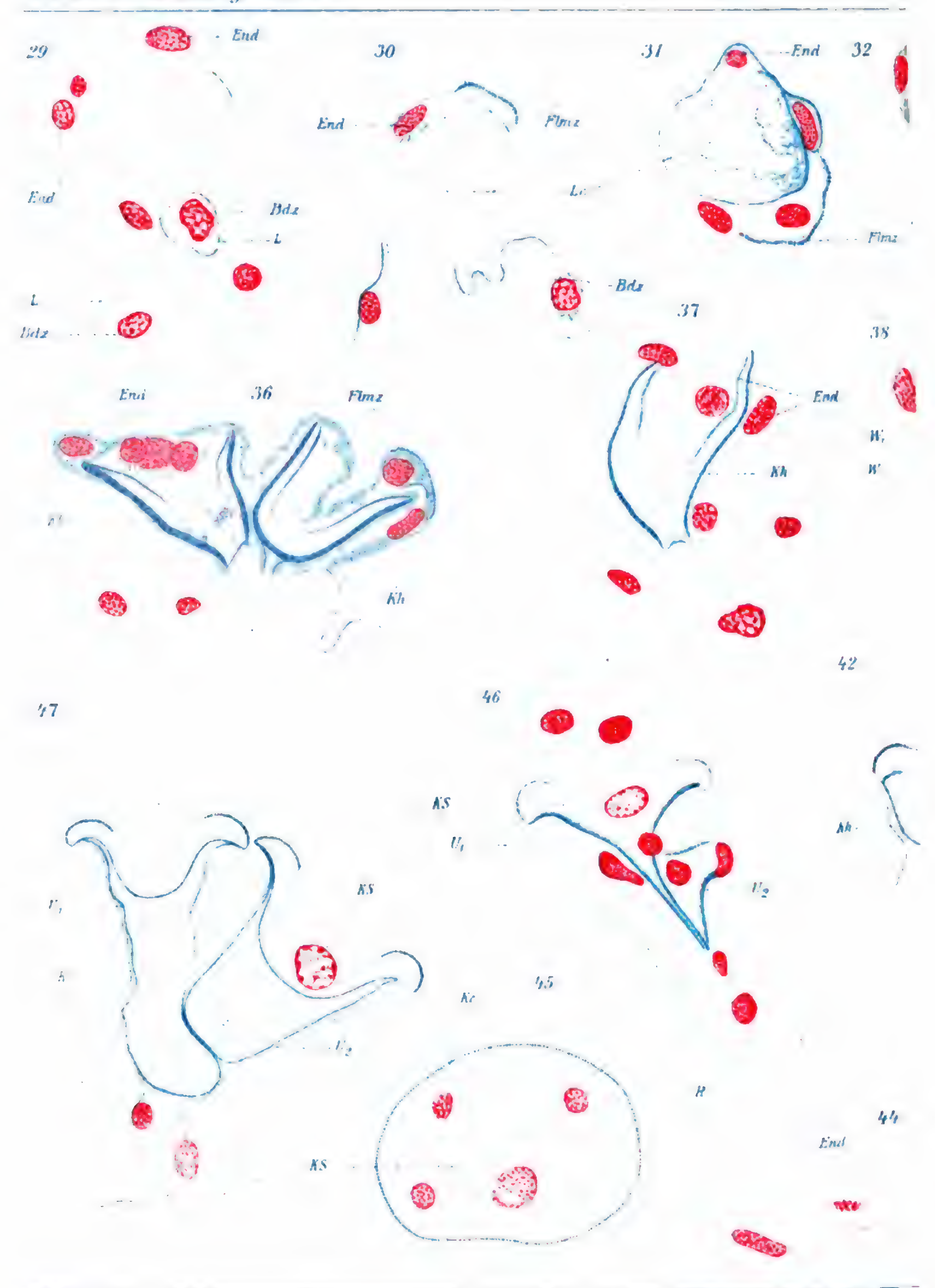
Digitized by Google

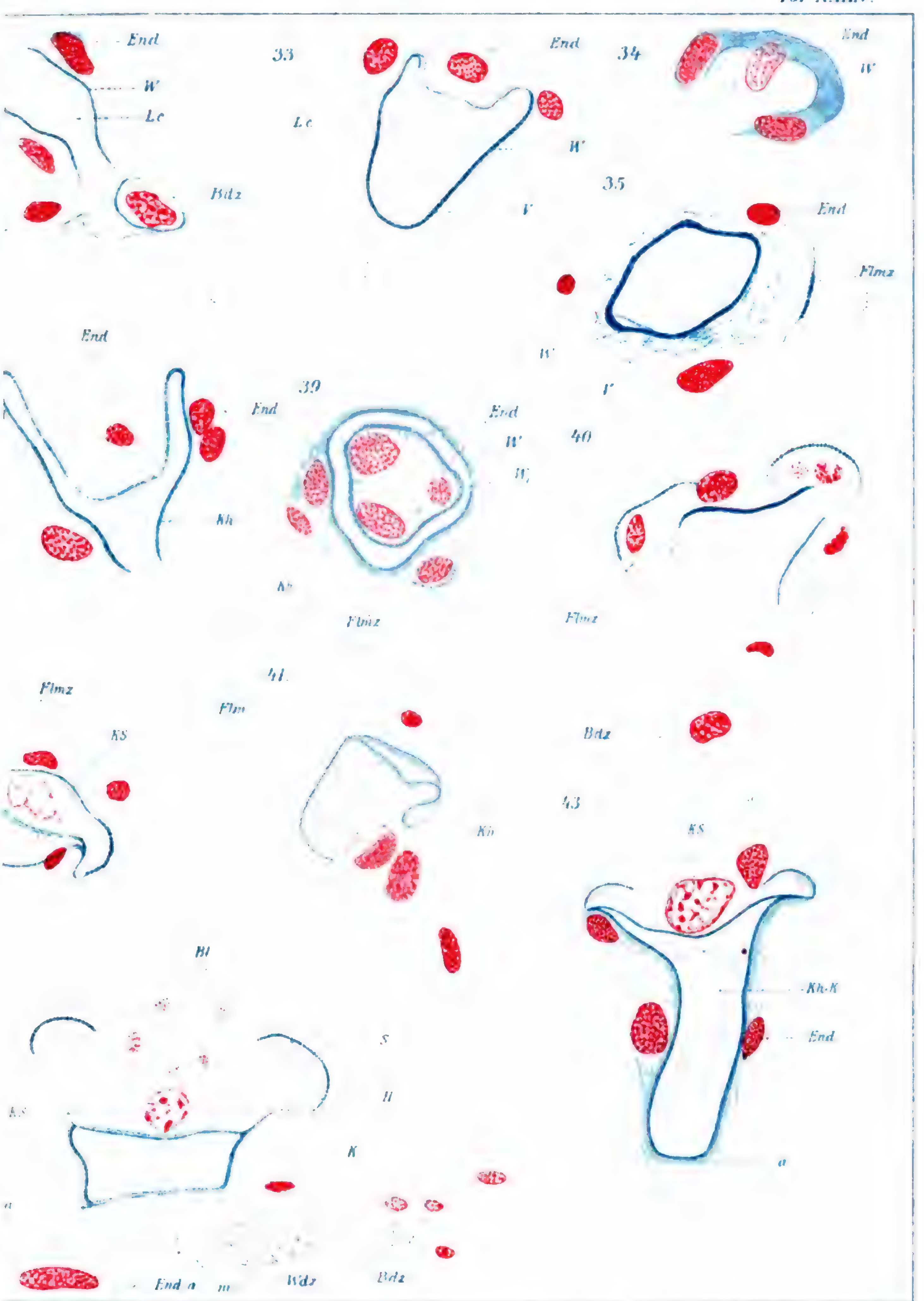


Digitized by Google

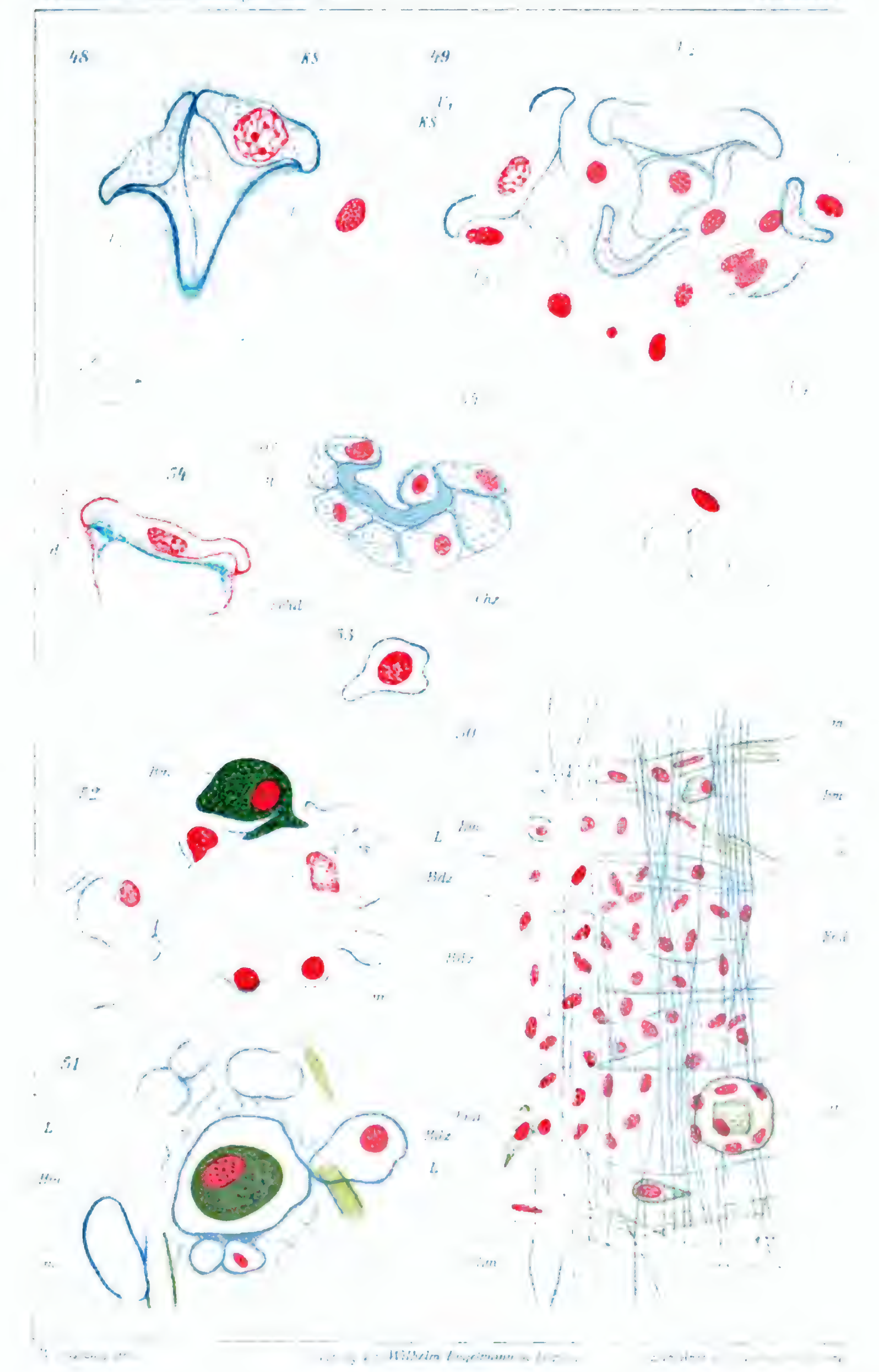

15.
R
H
S
K
KS
Kg
16.
R
K_2
ZK
K
17.
K
18.
R
20.
R
p
Kg
KS
24
K
Flmz
End,
19.
S
KS
kg
R
p
25
Phg
Flmz
K


21.
22.
ZK
S
KS
Str
K
Flmz,
27
End,
Kp
28
26
m
Bdz
L
Flmz
End.a.


29
End
End
Bdz
L
L
Bdz
30
End
Flmz
Bdz
31
End
Flmz
32
36
End
Flmz
Kh
37
End
Kh
38
W
W
42
Kh
46
KS
U_1
U_2
47
U_1
KS
U_2
45
Kr
KS
R
44
End



Engelmann in Leipzig



Digitized by Google

Digitized by Google

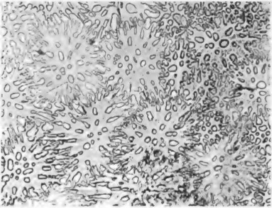


Fig. 1.

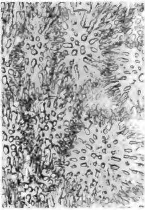


Fig.

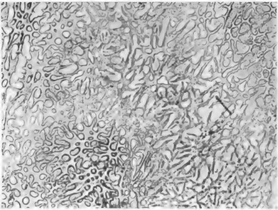
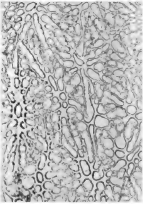


Fig. 4.



Fig

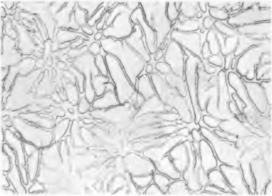
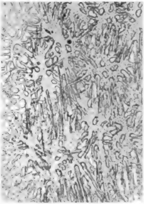


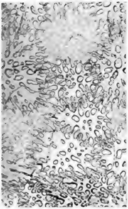
Fig. 7.



Fi;

Blochmann phot.

Verlag von Wilhelm I



2.

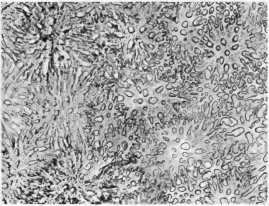
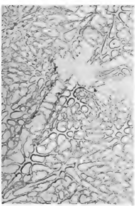


Fig. 3.



5.

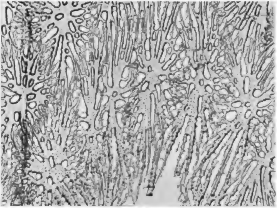


Fig. 6.

8.

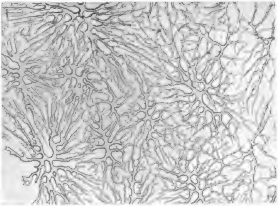


Fig. 9.

...gelmann in Leipzig.

Digitized by Google

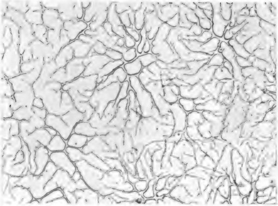


Fig. 10.

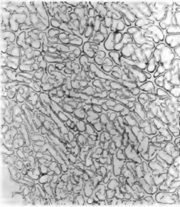


Fig. 11.

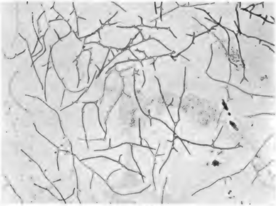


Fig. 13.

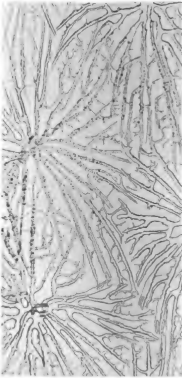


Fig. 14.

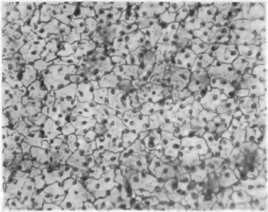
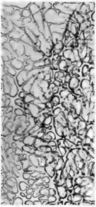


Fig. 15.

Blochmann phot.

Verlag von Wilhelm E



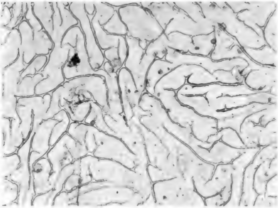


Fig. 12.

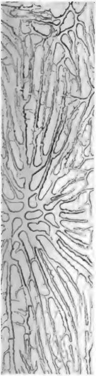


Fig. 16.

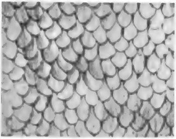


Fig. 17.

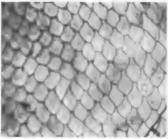


Fig. 18.

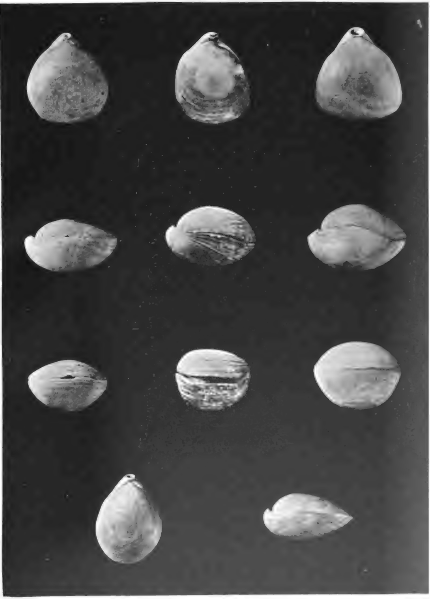
Digitized by Google

Fig. 19a.
„ 20a.
„ 21a.

Fig. 19b.
„ 20b.
„ 21b.

Fig. 19c.
„ 20c.
„ 21c.

Fig. 22a.
„ 22b.



Blochmann phot. Lichtdruck von C. G. Röder G. m. b. H., Leipzig

Verlag von **Wilhelm Engelmann** in Leipzig.

Digitized by Google

23a

24a

23b

24b

25

26

Digitized by Google

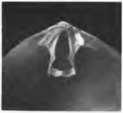
24^c

24^d

27

28

30



29

31

Google

40

40

othyrina-Arten mit Cirrensockeln
Solche die in dieser Hinsicht nicht
untersucht sind.

Calc.

tica Bloehm.

Friele

leine mehrfach am Cap gefundene
nicht genauer beschriebene Art.

ana Dall

Culebra Insel (affinis?)

1.

2.

3.

4

7

8.

9.

Wilhelm

Digitized by Google

5. 10. 11.

12.

13

6.

Imann [illegible]

Digitized by Google

14.

15.

19.

16.

21

17.

Digitized by Google

Taf. XLI.

18

20

17a.

24

22

23

29.

26.

Digitized by Google

UNIVERSITY OF VIRGINIA LIBRARY
The return of this book is due on the date indicated below

DUE	DUE

MICHIE CO

Usually books are lent out for two weeks, but there are exceptions and the borrower should note carefully the date stamped above. Fines are charged for over-due books at the rate of five cents a day; for reserved books the rate is twenty-five cents a day. (For detailed regulations please see folder on "Loan of Books.") Books must be presented at the desk if renewal is desired.

Google

LC

Printed in Germany

Digitized by Google